Série
N° d'ordre :

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Michel PENOT

1re THÈSE — ÉTUDE DU RÔLE DES APPELS MOLÉCULAIRES DANS LA CIRCULATION LIBÉRIENNE

2e THÈSE — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 27 avril 1965, devant la Commission d'examen

MM. MARESQUELLE	*Président*
VIVIEN	*Examinateurs*
DURANTON	
M.A. MOYSE	*Professeur à la Faculté des Sciences de Paris*

PARIS-6e
GAUTHIER-VILLARS, Editeur
55, quai des Grands-Augustins
1965

Série
N° d'ordre :

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Michel PENOT

1re THÈSE — ÉTUDE DU RÔLE DES APPELS MOLÉCULAIRES DANS LA CIRCULATION LIBÉRIENNE

2e THÈSE — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 27 avril 1965, devant la Commission d'examen

MM. MARESQUELLE	*Président*
VIVIEN	*Examinateurs*
DURANTON	
M.A. MOYSE	*Professeur à la Faculté des Sciences de Paris*

PARIS-6e
GAUTHIER-VILLARS, Editeur
55, quai des Grands-Augustins
1965

Faculté des Sciences
de l'Université de Strasbourg

Doyen : Professeur Millot G.

Doyens Honoraires : Danjon A., Kirrmann A., Lacroute P., Maresquelle H.J., Vivien J.H..

Professeurs Honoraires : Beauchamp P. de, Boisselet L., Bounoure L., Cartan H., Cerf C., Chabauty Cl., Chretien A., Danjon A., Deny J., Ehresmann Ch., Frechet M., Gault H., Hee A., Hocart R., Kirrmann A., Lemee G., L'Heritier P., Lichnerowicz A., Neel L., Ollivier H., Sadron Ch., Terroine E., Thiry Y.. Villat H., Weiss H., Wolff Et., Yvon J..

Maître de Conférences Honoraire : R. Weil.

PROFESSEURS

Hugel G.	T	Chimie du Pétrole.
Maresquelle H.J.	T	Biologie végétale.
Roussel A.	T	Calcul différentiel et intégral et théorie des fonctions.
Forestier H....	T	Chimie générale.
Rothe J.	T	Physique du Globe.
Lacroute P. ...	T	Astronomie.
Vivien J.H. ...	T	Zoologie et embryologie expérimentale.
Maillard A. ..	T	Physicochimie du pétrole.
Gorodetzky S..	T	Physique générale et Physique nucléaire.
Sackmann L. ..	TTP	Mécanique des Fluides.
Bye J.....	T	Chimie minérale et Chimie physique.
Lombard R. ...	T	Chimie organique.
Mlle Perey M. .	T	Chimie nucléaire.
Goldsztaub S..	T	Minéralogie et Pétrographie.
Joly P.....	T	Biologie générale.
Benoit H.	T	Physicochimie macromoléculaire.
Cuer P.	T	Physique générale et Physique corpusculaire.
Millot G.	T	Géologie et Paléontologie.
Lecolazet R. ..	TTP	Physique du Globe.
Saucier H.	TTP	Minéralogie.
Rohmer R.	T	Chimie minérale.
Mlle Gagnieu A.	TTP	Botanique.
Nikitine S. ...	T	Physique générale.
Stutinsky F. ..	T	Physiologie générale.
Wurtz B.	TTP	Chimie biologique.
Brenet J.....	T	Electrochimie.
Ourisson G. ...	TTP	Chimie.
Levi Cl.	TTP	Biologie générale.
Coche A.	TTP	Physique nucléaire.
Cerf R.	T	Physique générale.
Frenkel J.	TTP	Mathématiques.
Taglang P. ...	T	Physique.
Lonchamp J.P.	TTP	Physique.
Boscher J.	PSC	Mécanique des Fluides.
Deluzarche A.	TTP	Chimie.
Donnet J.B....	TTP	Chimie physique.
Armbruster R.	TTP	Physique.
Roche A.	TTP	Physique du Globe.
Hirth L.	T	Microbiologie.
Yoccoz J.	T	Physique théorique.
Sigot A.	PSC	Zoologie.
Cogne J.	TTP	Géologie.
Fuchs A.	T	Mécanique rationnelle.
Gallmann A. .	PSC	Physique.
Mialhe P.	TTP	Physiologie animale.
Ebel J.P.	T	Chimie biologique.
Parrod J.....	TTP	Chimie.
Wey R.....	TTP	Chimie.
Mme Magnac D.	TTP	Physique.
Daune M.	PSC	Physique.
Adloff J.P.	PSC	Chimie nucléaire.
Bernard D. ...	TTP	Méthodes mathématiques de la Physique.
Lapraz C.	PSC	Botanique.
Zisman M.	TTP	Mathématiques.
Daniel E.	PSC	Physique.
Chevallier P. .	PSC	Physique.
Gremillard J. .	TTP	Mathématiques.
Cartier P.	T	Mathématiques M.P.C.
Reeb G.	T	Topologie
Norguet F. ...	T	Analyse supérieure.
Chauvin R.	T	Psychophysiologie.
Wucher J.	PSC	Physique.
Mme Brini M.	PSC	Chimie.
Perny G.	PSC	Physique.
Baro R.	PSC	Physique.
Duranton J....	PSC	Botanique.
Weiss R.	PSC	Chimie.
Federlin P. ...	TTP	Chimie.

PROFESSEURS ASSOCIÉS

Farrand W. ...	Géologie.
Patterson D. ..	Physicochimie macromoléculaire.
Degroot	Physique Nucléaire.
Mme Lon-Budka	Minéralogie.
M. Bevan C.W.NK	Chimie.

MAITRES DE CONFÉRENCES

Danan H.	Physique.
Leray J.	Physique.
Schwing J.P. ..	Chimie.
Sieskind M. ..	Physique.
Monsonego G.	Physique mathématique.
Gabriel P.....	Mathématiques.
Clauss A.	Chimie.
Mme Winter Chr.	Physique.
Meyer P.A. ...	Mathématiques.
Weill G.	Physique.
Eberhart J.P...	Minéralogie.
Omnes R.....	Physique théorique.
Mme Cagniant D.	Chimie.
Follenius E. ..	Zoologie.
Lucas J.....	Géologie.
Fernique X.	Mathématiques.
Streith J.	Chimie.
Weil J.	Chimie biologique.
Demazure M. .	Mathématiques.

MAITRE DE CONFÉRENCES ASSOCIÉ

Avanissian V. . Mathématiques.

Secrétaire : G. Saint-Pe

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ
OU, ÉVENTUELLEMENT, SECONDE THÈSE :

« ACQUISITIONS RÉCENTES CONCERNANT LES ÉCHANGES D'EAU ET D'ÉLECTROLYTES A TRAVERS LA PEAU DES BATRACIENS »

Strasbourg, le 28 janvier 1965
Le Président du Jury,
H.-J. MARESQUELLE

Vu
Strasbourg, le 1er février 1965
Le Doyen,
Pour le Doyen,
L'Assesseur,
J. BRENET

Vu et permis d'imprimer :
Strasbourg, le 2 février 1965
Le Recteur
de l'Académie de Strasbourg
Président du Conseil de l'Université,
M. BAYEN

Physiol. Vég., 1965, **3** (1), 41-89.

Étude du rôle des appels moléculaires dans la circulation libérienne

Michel PENOT

Institut de Botanique de la Faculté des Sciences de Strasbourg (Bas-Rhin) France

(Manuscrit reçu le 6 janvier 1965)

RÉSUMÉ

Par la notion d'appels alimentaires, on désigne l'action positive qu'exerce l'organe récepteur sur la circulation libérienne.

I — **Propriétés des appels.** 1) La suppression des organes récepteurs (organes de croissance : bourgeon de *Tradescantia viridis*, cal de *Populus nigra*, racines d'*Impatiens sultani* ; ou organes de réserve : tige de *Pelargonium zonale* et de *Tradescantia viridis*) diminue le transport de P ou de glucides, en amont. 2) L'appel dépend du rapport $\frac{\text{récepteur}}{\text{donateur}}$: expériences par limitation du donateur à une seule feuille ou par usage de récepteurs plus ou moins grands. 3) L'appel se répercute dans le donateur par activation d'amylolyse, en cas de circulation glucidique.

II — **Effet Mothes.** Chez *Tradescantia viridis*, l'apport local de cinétine : 1) augmente la puissance d'appel de l'organe traité (feuille ou bourgeon) ; 2) stimule le transport par le liber ; 3) s'exerce à l'égard de molécules variées (glucides, P, Na, Rb) ; 4) guérit les traitements subléthaux (chocs thermiques, actions inhibitrices sur la respiration, la protéosynthèse, la croissance) qui diminuent la puissance d'appel de l'organe traité. 5) Apportée au donateur, la cinétine exerce une rétention locale : notamment de P (expériences avec *Tradescantia viridis*) et d'amidon (expériences avec *Nicotiana tabacum*).

III — **Spécificité des appels.** Chez *Tradescantia viridis*, on a montré que : 1) les glucides, le P et le Rb se déplacent selon un mouvement orienté, le Cl sans orientation ; 2) la défoliation qui, dans le cas des glucides et du P, stimule le vidage de la feuille restante, le freine, au contraire, dans le cas du Cl ; 3) la migration du Cl vers les feuilles explique ce fait et définit la diffusion dite « libre » (vers tout espace offert) s'opposant à la diffusion « orientée » du P, du Rb et des glucides (vers les lieux d'appel). 4) L'absence d'effet Mothes, dans le cas du Cl et du Mo, renforce cette notion de spécificité des appels.

La spécificité des appels moléculaires plaide pour une circulation par diffusion moléculaire plus que pour un courant de masse.

SUMMARY

The notion of alimentary attraction is used to designate the positive action of the receiver site on phloem translocation.

I — **Properties of attractions.** *1) The suppression of the receivers (growing organs : bud of* Tradescantia viridis, *callus of* Populus nigra, *roots of* Impatiens sultani, *or storage organs : stem of* Pelargonium zonale *and of* Tradescantia viridis) *decreases*

the translocation upwards. 2) Attraction depends on the ratio $\frac{receiver}{donor}$ *: experiments by restricting the donor to one leaf or by varying the size of the receiver. 3) Attraction reflects on the donor by activating starch-hydrolysis, in the case of sugar translocation.*

II — **Mothes effect.** *In* Tradescantia viridis *the local application of kinetin : 1) increases the attractive power of the organ that is being treated (leaf or bud); 2) stimulates the phloem translocation ; 3) applies to various molecules (sugars, P, Na, Rb) ; 4) heals sublethal treatments (thermic shocks, inhibitive actions on respiration, proteosynthesis, growth) that decrease the attractive power of the organ that is being treated. 5) Applied to the donor, the kinetin exerts a local retention : especially of P (experiments with* Tradescantia viridis*) and of starch (experiments with* Nicotiana tabacum*).*

III — **Specificity of attractions.** *In* Tradescantia viridis *it has been shown that : 1) whereas sugars, P and Rb move according to an oriented movement, Cl moves without orientation ; 2) the defoliation, which in the case of sugars and P, stimulates the emptying of the remaining leaf, slows it down in the case of Cl ; 3) the migration of Cl towards the leaves accounts for the fact and defines the diffusion that is termed « free » (towards any open space) as opposed the « oriented » diffusion of P, Rb and sugars (towards the sites of attraction). 4) The absence of the Mothes effect, in the case of Cl and Mo, confirms this notion of specificity of attractions.*

The specificity of molecular attraction speaks for a translocation through molecular diffusion more than for a mass-flow.

I. HISTORIQUE DE LA CIRCULATION LIBÉRIENNE

INTRODUCTION

Le tissu libérien, caractérisé par l'élément fondamental qu'est le tube criblé, assure dans la plante le rôle essentiel de redistribuer aux régions consommatrices (récepteur) les substances nécessaires à la croissance ou à la mise en réserves, après que celles-ci aient été métabolisées au niveau des régions de synthèse (donateur).

Le tube criblé, assurant une continuité dans la plante, est formé de cellules allongées (jusqu'à 1 mm) superposées et séparées par les plages criblées. A ce niveau, le microscope électronique a permis de montrer la continuité du cytoplasme (Buvat, 1960 ; Kollmann, 1960 ; Hepton et Preston, 1960 ; Ziegler, 1960). Au niveau des pores de taille extrêmement petite (0,2 à 2 μ), occupés par des cordons cytoplasmiques denses, sans lumière centrale visible (Mehta et Spanner, 1962), il ne semble pas que la continuité du système vacuolaire puisse être établie (Buvat, 1963).

D'autre part, la pauvreté du matériel colorable ainsi que la disparition du noyau caractérisent le tube criblé arrivé à maturité (Esau et coll., 1957). De plus le tonoplaste disparaît très tôt, la vacuole dégénère, ce qui implique que la plasmolyse du tube criblé, réalisée par plusieurs auteurs (Schumacher, 1939 ; Rouschal, 1941 ;

Abréviations

ABIA	: acide β-indolyl-acétique.
ATP	: acide adénosine triphosphorique.
CPh	: chloramphénicol.
2,4-D	: acide 2,4-dichlorophénoxyacétique.
TCNB	: 2,3,5,6-tétra-chloro-1-nitrobenzène.

CURRIER, ESAU et CHEADLE, 1955) doit être attribuée à la pellicule ectoplasmique (BUVAT, 1963).

On a tenu longtemps l'activité enzymatique du tissu libérien pour faible : opinion fondée sur la seule étude du suc libérien. L'absence d'invertase expliquerait d'ailleurs la stabilité remarquable du saccharose au cours du transport (WANNER 1952, 1953 *a* et *b* ; BAUER, 1953). Les données actuelles (KURSANOV, 1961 ; BRAUN et SAUTER, 1964) apportent des éléments beaucoup plus positifs concernant l'activité enzymatique du liber ; il s'agirait d'ailleurs plus encore du parenchyme libérien que du tube criblé lui-même ; ce parenchyme jouerait, grâce à une richesse enzymatique élevée, un rôle actif dans les phénomènes d'échange entre le liber et les autres tissus (BIANCHETTI et MARRÉ, 1963).

Le mouvement qui prend place à l'intérieur du tube criblé pose un certain nombre de problèmes. Beaucoup de travaux ont analysé la cytophysiologie du tube criblé et la physiologie du liber en général et d'excellentes mises au point récentes ont montré la diversité des aspects du transport à longue distance (ESAU et coll., 1957 ; BIDDULPH, 1959 ; SWANSON, 1959 ; ZIMMERMANN, 1960 ; CANNY, 1962 ; DULOY et coll., 1962 ; WEATHERLEY, 1962 ; CRAFTS et CURRIER, 1963 ; KURSANOV, 1963 ; ZIEGLER, 1963 *a* ; PRESTON, 1963).

Mais peu de travaux ont analysé les causes du mouvement et les causes de l'orientation de ce mouvement, c'est pourquoi avant d'aborder les mécanismes proposés pour expliquer le mouvement dans le liber, on exposera les faits marquants démontrant une orientation des déplacements.

A. Mouvement orienté. Notion d'appel

On sait que les substances alimentaires, organiques ou minérales, sont transportées depuis les régions de synthèse vers les régions consommatrices (CRAFTS, 1951). D'une façon générale, la migration s'établit depuis l'organe âgé vers les parties jeunes. C'est ainsi que la feuille, importatrice à l'état jeune, devient exportatrice avec la maturité (WEBB et GORHAM, 1964). D'autre part, on peut dire que le transport s'effectue à partir des feuilles, de façon prépondérante vers les racines, à l'obscurité ; vers les bourgeons, à la lumière (NELSON et coll., 1957). En fait, les feuilles du bas sont davantage sollicitées par les organes de la base, les feuilles du haut par le sommet (LINK, 1955 ; KOONTZ et BIDDULPH, 1957).

Mais on n'a jamais pu montrer que le parenchyme d'une feuille adulte, même obscurcie, donc appauvrie en aliments, constituait un pôle attractif vis-à-vis d'une autre feuille (ARONOFF, 1955 ; NELSON et coll., 1957 ; THAINE et coll., 1959, JONES et coll., 1959 ; WEBB et GORHAM, 1964).

De même, l'expérience classique de SACHS (1862) montre l'absence d'amidon dans les plages non éclairées d'une feuille, ce qui tend à prouver l'absence d'appel à l'égard des glucides qui abondent dans le voisinage proche. Cependant THAINE et coll. (1959), puis plus récemment HARTT et coll. (1964 *b*) ont montré qu'à l'intérieur d'une feuille, un mouvement d'assimilats marqués pouvait s'effectuer vers la partie non synthétisante de la feuille, parce que placée à l'obscurité. Toutefois, ce mouvement de glucides vers la zone obscurcie est net (sans formation d'amidon) lorsque la feuille est détachée, c'est-à-dire soustraite à l'action compétitive des autres parties réceptrices de la plante (THAINE et coll., 1959).

Cette notion de compétition entre différents organes est également démontrée par les expériences suivantes. La suppression d'une gousse de Pois augmente le trans-

port de phosphore vers une autre gousse éloignée (LINK, 1955). En 1956, HELLER a montré, en culture de tissus, le déplacement orienté de phosphore, vers des proliférations nouvelles, à partir de tissus moins actifs. D'autre part, l'ablation du sommet diminue considérablement le transport alimentaire vers la zone supérieure (SKOK, 1957). De même, la suppression de la zone sous-cotylédonaire arrête presque complètement les migrations vers le pétiole, ce qui met en évidence que le déplacement est déterminé par la présence même de cette zone (GAGE et ARONOFF, 1960). Cette notion d'une action exercée, à distance, par le tissu consommateur sur le tissu donateur est mise en évidence par la stimulation de l'activité amylolytique de la feuille donatrice (PENOT, 1960, 1962 *a*) et par l'augmentation du transport des assimilats (HARTT, 1962 ; HARTT et coll., 1964 *b*), en présence d'un récepteur.

La défoliation d'une plante ou d'un rameau, à l'exception de la feuille donatrice, stimule le transport des virus vers les parties non défoliées (BENNETT, 1940), augmente le transport des assimilats vers le sommet (THAINE et coll., 1959 ; HARTT et coll., 1964 *a*), stimule l'activité amylolytique de la feuille donatrice (PENOT, 1960 *a*, 1962), faits qui démontrent l'action compétitive exercée par les autres feuilles concurrentes sur les mouvements.

Ainsi, ces travaux mettent en relief le fait que les mouvements sont influencés par les organes récepteurs vers lesquels s'effectuent les mouvements. L'organe récepteur apparaît comme jouant le rôle de « déversoir » (« *sink* » en anglais) ou comme un lieu « d'appel », si toutefois on ne désigne, par ce terme imagé, rien d'autre que l'action positive exercée par le vide moléculaire créé par l'organe récepteur.

Certes cela n'exclut pas une participation active du donateur lui-même. KURSANOV (1963) cite les observations d'OKANENKO de 1936, où la production de glucides est tellement intense dans la feuille de betterave sucrière, qu'elle entraîne une accumulation dans le parenchyme du pétiole. Les expériences récentes de HARTT et coll. (1964 *b*) conduisent à la même conclusion. Si l'apport photosynthétique d'une portion importante de feuille de canne à sucre est diminué, soit par obscurcissement, soit par excision, les exportations qui s'effectuent, depuis la zone éclairée et nourrie en $^{14}CO_2$, sont quantitativement moins importantes et conduisent à une accumulation dans la gaine foliaire. Ces accumulations sont interprétées comme résultant d'une poussée venant de la feuille elle-même.

On sait également, depuis les travaux de KURSANOV et BROVCHENKO (1961) et d'ULLRICH (1962), que l'apport d'ATP, à la feuille, stimule la pénétration des molécules dans le tube criblé ; de même la suppression des feuilles, chez *Fraxinus americana*, diminue non seulement la concentration glucidique dans le liber, mais rompt l'équilibre stachyose/saccharose (ZIMMERMANN, 1958). Cet ensemble de faits montrent la part active qu'il faut attribuer à l'organe donateur.

S'il existe donc, entre les différents organes de la plante, une compétition, le mécanisme selon lequel s'effectue cette compétition est mal défini. Il a souvent été dit que le mouvement de substances pouvait être placé sous contrôle de substances actives (auxines, gibbérellines, cinétine) en particulier pour les fruits (CRANE, 1964). Plusieurs arguments viennent étayer cette hypothèse. Tout d'abord, on sait que les points producteurs de substances actives se présentent comme des zones de croissance active (NITSCH, 1950), donc comme des foyers d'appel.

Ce transport orienté, lié à une capacité d'accumulation a été plusieurs fois démontré. Ainsi l'accumulation préférentielle du phosphore est mise en évidence au niveau des graines et des fruits (ARNON et coll., 1940 ; SOSA-BOURDOUIL et LECAT, 1952 ; FRAZIER et coll., 1956). Sur le plan expérimental, le rôle de l'auxine est mis

en évidence par GUSTAFSON (1942) et Van OVERBEEK (1942) qui ont montré que le déplacement alimentaire pouvait être provoqué vers le fruit de Tomate, dont le développement parthénocarpique était induit par injection d'ABIA. Enfin BOOTH et coll. (1962) ont montré un déplacement orienté vers le sommet décapité quand une application lanolinée d'ABIA est faite à ce niveau.

De même, les expériences avec les auxines (au sens large), avec la cinétine ont permis de démontrer des déplacements orientés de substances vers des zones foliaires. MOTHES et ENGELBRECHT (1959) ont montré que la cinétine, vaporisée au niveau d'une région limitée d'une feuille, déclenche un transport d'acides aminés vers la zone traitée. L'apport simultané de cinétine et d'acides aminés au même niveau, empêche la migration en dehors de cette zone.

Des résultats comparables ont été mis en évidence par OSBORNE et coll. (1961) avec le 2,4-D, lequel entraîne un déplacement orienté de métabolites vers la zone traitée du limbe.

Dans une feuille maintenue en connexion avec la plante, la sénescence foliaire et le vidage qui l'accompagne, apparaissent comme le résultat d'une diminution de sa puissance d'accumulation et de rétention. Cela ressort particulièrement bien des expériences de subléthalisation d'ENGELBRECHT et MOTHES (1960). Si une feuille est frappée par un choc thermique, il en résulte un jaunissement prématuré par suite d'un affaiblissement de son pouvoir de rétention des substances alimentaires.

Dans une feuille isolée et privée de toute possibilité de régénération de racines, le jaunissement est également accéléré. La dégradation protéique qui l'accompagne peut être ralentie par l'apport d'un sel ammoniacal (MOYSE, 1950). D'autre part, maintes substances se sont révélées récemment comme des agents préventifs de la sénescence foliaire : la cinétine (RICHMOND et LANG, 1957), le benzimidazole (PERSON et coll., 1957), les acides gibbérelliques (BRIAN et coll., 1959), le 2,4-D (OSBORNE, 1959) et l'ABIA (ENGELBRECHT et CONRAD, 1961).

Un tel transport orienté est tenu, du moins dans le cas de la cinétine, pour une action sur le transport actif, d'après MOTHES et coll. (1961). La meilleure preuve donnée par ces auteurs repose sur le fait qu'un amino-acide, non impliqué dans la protéosynthèse, comme l'acide α-amino-isobutyrique, subit le même déplacement orienté vers la région foliaire traitée à la cinétine. En fait, cette façon de concevoir l'action primaire de la cinétine s'oppose à un autre point de vue. Ce serait l'activation de la protéosynthèse, par l'intermédiaire de la cinétine qui déterminerait, par voie de conséquence, un transport des acides aminés, vers les points de synthèses actives, selon le gradient de concentration établi (THIMANN et LALORAYA, 1960). C'est également l'idée défendue par SUGIURA et coll., (1962) et par OSBORNE (1962) qui pensent que l'action primaire de la cinétine ou de substances « type cinétine » (BEAUCHESNE, 1961) retentit tout d'abord sur la synthèse des acides nucléiques.

B. Mécanismes proposés pour le transport libérien

Deux théories s'affrontent pour expliquer le mécanisme du transport libérien :

— la théorie du courant de masse,
— la théorie des mouvements par diffusion.

1. Courant de masse : hypothèse de Münch

L'hypothèse de MÜNCH (1930) pose le principe d'un transport libérien, unidirectionnel, assuré suivant un mécanisme osmotique à l'intérieur d'un système

clos. Dans la plante, le mouvement trouve son origine dans une différence de concentration entre les tissus parenchymateux chlorophylliens, où s'effectue la synthèse des sucres donnant une pression osmotique élevée, et les tissus consommateurs à concentration faible. Au point de richesse glucidique élevée, l'entrée des molécules d'eau, par osmose, crée une pression de turgescence, ce qui a pour conséquence de déterminer un mouvement général du solvant et des substances dissoutes. Ainsi, se trouve créé un *courant de masse*, vers les régions à pression osmotique faible.

Un tel flot passif pourrait se comprendre si les pores des cribles n'étaient occupés par un cytoplasme dense. Cependant un certain nombre d'arguments viennent à l'appui de cette théorie :

1) Le premier est celui des exsudats libériens obtenus soit après incision, soit après piqûre d'insectes (Mittler, 1953) dans le liber. L'exsudation continue indique qu'un renouvellement rapide du suc libérien est possible ; les expériences de Weatherley et coll. (1959) démontrent que ce phénomène est lié à la continuité des tubes criblés.

2) Le deuxième argument repose sur le fait qu'un certain nombre de corps circulent avec les assimilats comme cela a été démontré par Bennett (1940), Mitchell et Brown (1946), Rice (1948), Crafts (1956), Hay et Thimann (1956). Mais ces faits ne peuvent être généralisés et maints auteurs ont mis en évidence un transport indépendant de différentes substances (Mason et Maskell, 1936 ; Palmquist, 1938 ; Schumacher, 1950 ; Chen, 1951 ; Turner, 1960).

3) Enfin Ziegler et coll. (1961) ont montré la possibilité qu'a le liber de propager, après échauffement local, la chaleur qui serait véhiculée, dans ce cas, par l'eau circulant dans le tube criblé.

2. Théories de la diffusion

Le mouvement dans le liber peut être également envisagé comme un mouvement moléculaire par diffusion. Cette façon de voir permet de concevoir un mouvement mono ou pluri-moléculaire, bidirectionnel et simultané, dans le même tube criblé et indépendant du solvant, selon un gradient de concentration particulier pour chaque substance. Bien entendu, la diffusion seule est inapte à rendre compte des mouvements rapides qui caractérisent le transport des aliments dans le liber. Aussi, Mason et Phillis avaient proposé, dès 1936, l'hypothèse bien imprécise d'une « diffusion activée », se traduisant par une accélération des molécules diffusant dans le milieu.

C'est pourquoi, un certain nombre d'hypothèses ont été formulées permettant de donner au mouvement de « diffusion activée » un sens qui corresponde à la réalité des observations physiologiques. Cette activation peut être réalisée selon différents mécanismes.

— L'hypothèse présentée par Van den Honert (1932) est basée sur le fait que si une substance est placée au niveau de la zone de séparation de deux liquides, celle-ci se met immédiatement en couche monomoléculaire, ce qui se traduit par un déplacement extrêmement rapide à partir du point d'apport. On peut donc concevoir un mouvement accéléré de substances au niveau d'un film de surface établi à la limite des interfaces protoplasmiques. Les résultats obtenus par Schumacher (1947) avec la fluorescéine, ainsi que certaines vitesses de transport élevées (Nelson, 1962), s'accorderaient avec ce schéma.

— L'activité cytoplasmique, facile à observer dans les cellules de *Chara* ou d'*Elodea*, a conduit Curtis (1935) à postuler que l'agitation du protoplasme pouvait

faciliter le transport d'un point à un autre. Or récemment, THAINE (1962, 1964) a révélé, par l'image cinématographique, un mouvement de fines particules dans le liber et pense qu'une structure fibrillaire continue entre les différentes cellules du tube criblé permettrait un entraînement des aliments par les particules du cytoplasme en mouvement (THAINE et PRESTON, 1964), et ainsi l'abaissement des gradients de concentration créés.

— Dans le transport actif, celui-ci réclame la participation du protoplasme, où la présence d'enzymes de surface (perméases) est obligatoire. En fait, le liber est caractérisé par une activité respiratoire élevée (KURSANOV, 1961) et par une sensibilité aux agents inhibiteurs, dont l'action pourrait se manifester sur les systèmes enzymatiques soit du transport actif lui-même, soit de la respiration. Cet aspect rend favorable l'idée d'une participation active du liber dans le transport.

Il est possible qu'il faille chercher la source principale d'énergie liée au mouvement dans les organes donateurs ou récepteurs, où le transport actif permettrait aux aliments de se déplacer (SWANSON, 1959). A l'heure actuelle, aucun choix définitif ne peut être fait ; c'est pourquoi certains auteurs vont même jusqu'à penser que plusieurs mécanismes, parmi lesquels le courant de masse, la diffusion et le courant cytoplasmique assureraient le transport à longue distance (BIDDULPH et CORY, 1960 ; KURSANOV, 1962 ; CANNY, 1962). L'idée d'un transport actif au niveau des pores (transfert métabolique de KURSANOV, 1962) n'est pas exclue.

II. MATÉRIEL, TECHNIQUES ET MÉTHODES

A. — MATÉRIEL

Parmi les plantes utilisées (*Pelargonium zonale* L., *Impatiens sultani* Hook, *Populus nigra* L., *Nicotiana tabacum* Gilib., *Tradescantia viridis* Gentil) signalons le fait que chez *Tradescantia* la surface réduite des feuilles permet de suivre facilement, sur le matériel vivant, l'évolution de la radioactivité, au niveau de la fenêtre du compteur de Geiger-Müller (diamètre de 30 mm).

B. — TECHNIQUES

1. Substances alimentaires étudiées

a) Caractéristiques

Les substances alimentaires utilisées, pour la plupart radioactives, se classent en deux catégories, selon qu'elles représentent des métabolites importants ou secondaires :

α) Le *glucose*-^{14}C qui, apporté par voie foliaire, circule dans le liber sous forme de saccharose (HATSCH et GLASZIOU, 1964) et le *phosphore* ($NaH_2{}^{32}PO_4$), dont la mobilité libérienne est connue (BIDDULPH et MARKLE, 1944), sont utiles en grande quantité à la plante.

β) Le *chlore* ($Na^{36}Cl$), le *sodium* (NaCl), le *rubidium* ($^{86}RbCl$), l'*iode* (^{131}INa) et le *molybdène* [$^{99}MoO_4(NH_4)_2$] représentent seulement des microéléments, voire

des substances non physiologiques pour les végétaux et sont connus (sauf I) pour circuler plus ou moins facilement dans le liber (BUKOVAC et WITTWER, 1957).

Les radioéléments sont utilisés en solution aqueuse avec les activités spécifiques suivantes : 0,05 mCi/ml pour le glucose, 0,5 mCi/ml pour P*, 0,011 mCi/ml pour Mo*, I* et Rb*, et 0,088 μCi/ml pour Cl*.

b) Détection

Les radioactivités, mesurées au compteur G.M., sont exprimées en nombre d'impulsions par minute et pour 100 mg de poids frais (Imp/mn/100 mg).

Le sodium est dosé par spectrophotométrie de flamme.

c) Localisation par histophotographies

Dans le cas de P*, la méthode de RUSSEL et coll. (1949) a été employée pour éviter la perte des éléments en circulation (PENOT, 1956).

2. Estimation de l'amylolyse foliaire

Le déplacement glucidique peut être mis en évidence par la variation de l'amylolyse de la feuille donatrice.

La technique de l'estimation colorimétrique (pourcentage de transmission) de WASSINK (1953), après coloration des feuilles à l'iode ioduré, a été reprise avec succès (PENOT, 1960*a*, 1962) et permet de donner à des différences observables une expression numérique de l'amylolyse. Le niveau amylacé des feuilles est mesuré à la longueur d'onde de 600 mμ. Les valeurs sont exprimées en pourcentage de transmission, ce qui veut dire qu'une valeur colorimétrique élevée traduit une amylolyse importante, et inversement.

C. — MÉTHODES

1. Mise en évidence de la circulation libérienne

Un apport trop important de solution modifie les forces hydrostatiques de la feuille et conduit, par voie de conséquence, à un déplacement par le bois, comme cela a été démontré avec les phosphates (COLWELL, 1942 ; PENOT, 1956) et avec l'aminotriazole (PENOT, 1960*b*). En conséquence, tous les apports foliaires sont faits en quantités minimes (20 à 40 μl). La pénétration dans le mésophylle est facilitée par une simple piqûre, puis la zone de dépôt est excisée après 2 h. Durant la période de migration, les plantes sont placées sur eau distillée.

Le transport consécutif par le liber est mis en évidence par les méthodes classiques (annélation, répartition des radioactivités dans les tissus conducteurs, histophotographies). Un exemple illustrant chacune de ces méthodes est pris parmi l'ensemble des mesures faites.

a) Annélation

Une annélation par la chaleur (vapeur d'eau bouillante) est faite entre la feuille donatrice et une feuille réceptrice, et le transport de Cl* est mesuré, au-delà de l'annélation, après une durée de 3 j (Tableau I).

TABLEAU I

Tradescantia viridis. *Transport de Cl*, après annélation, vers une feuille réceptrice. Activité en Imp/mn/100 mg.*

Témoin non annelé	Annelé	% de diminution	Nombre de mesures
24 (± 13)	4 (± 3)	— 85 %	10

L'arrêt du transport, consécutif à l'annélation, montre bien que le mouvement de chlore s'effectue par le liber.

b) Répartition des radioactivités

La mesure de la répartition des radioactivités entre le bois et l'écorce (liber inclus) permet d'établir le rapport :

$$\frac{E}{B} = \frac{\text{Radioactivité dans l'écorce}}{\text{Radioactivité dans le bois}}.$$

Si un rameau de Peuplier est alimenté, par la base, en P* (0,5 mCi/l), la répartition du phosphore indique, après 24 h, une radioactivité plus forte dans le liber que dans le bois, quand le matériel est en atmosphère saturée. La valeur du rapport E/B, égale à $2{,}97 \pm 1{,}22$ (moyenne de 32 mesures), est bien l'expression d'une circulation libérienne (PENOT, 1959*a*).

c) Histophotographies

La localisation des trajectoires (Planche I-A, p. 13) montre, chez *Impatiens sultani*, que le transport de phosphore apporté à une feuille s'effectue par le liber.

2. Caractéristiques du transport libérien

Le transport dans le liber se caractérise :

— par sa sensibilité à la température (SWANSON et BÖNHING, 1951 ; SWANSON et WHITNEY, 1953),

— par une vitesse maximale voisine de 1 m/h (BIDDULPH et coll., 1957 ; PENOT, 1959*b* ; ZIEGLER et coll., 1961 ; BACHOFEN et WANNER, 1962),

— par sa sensibilité aux agents inhibiteurs (KENDALL, 1955 ; MASSINI, 1961 ; KURSANOV, 1961),

— enfin, par une relation plus ou moins étroite avec la richesse glucidique de la feuille donatrice. C'est ainsi que l'action favorable des glucides, sur le transport de P* (BARRIER et LOOMIS, 1957 ; PENOT, 1960*c*) est retrouvée dans le cas du chlore.

Si la feuille donatrice (F.D.) de chlore est maintenue à l'obscurité (2 j avant l'apport, puis 4 j pendant la migration) les mouvements de Cl* sont diminués de 50 % (Tableau II). Cette action stimulatrice doit être interprétée comme le résultat de l'apport énergétique des glucides nécessaires au transport à distance, en accord

avec les résultats présentés par Canny (1960) qui montrent qu'une fraction faible (0,7 % par heure) du saccharose transporté est consommée en cours de route.

Tableau II

Tradescantia viridis. *Action des glucides sur le transport de chlore. Activités relevées dans la tige après une migration de 4 jours.*

Témoins non obscurcis		Plantes obscurcies		Nombre de mesures
Imp/mn/100 mg	% par rapport à F.D.	Imp/mn/100 mg	% par rapport à F.D.	
18 (± 6)	14 (± 7)	10 (± 4)*	7 (± 3)*	25

Entre parenthèses la valeur-type.
* Résultats significatifs pour P = 0,01.

III. CIRCULATION LIBÉRIENNE LIÉE AUX APPELS

Sous le terme d'*appel*, on désigne l'action positive exercée par le vide moléculaire créé par l'organe récepteur sur le transport à distance. Cette action positive se décompose en trois phases et peut être mesurée au niveau de chacune d'elles :

— augmentation de la concentration au niveau du récepteur (mesure de l'accumulation des substances véhiculées),

— transport moléculaire dans l'élément conducteur (mesure des déplacements dans les voies de transit),

— stimulation du mécanisme d'entrée dans le tube criblé au niveau du donateur (mesure des mouvements de sortie, stimulation amylolytique).

I. — APPEL DE GLUCIDES

Appel de réserves

L'appel venant de l'organe récepteur qui traduit d'une part la diffusion dans le tissu conducteur, d'autre part, la mise hors-gradient liée à la condensation, peut être mis en évidence par les expériences suivantes :

1) Action de la défoliation sur l'amylolyse foliaire,

2) Influence du volume de l'organe récepteur sur l'amylolyse foliaire (effet talon),

3) Influence de la température de l'organe récepteur sur l'amylolyse foliaire,

4) Equilibre amylolyse-amylosynthèse, au niveau de la feuille donatrice.

1. Action de la défoliation sur l'amylolyse foliaire

La méthode de défoliation, respectant une seule feuille donatrice, a été reprise (Penot, 1960*a*, 1962) dans le but de comparer le vidage d'une feuille lorsque, après défoliation, le volume du donateur est diminué.

Sur des rameaux de *Pelargonium* défoliés, à l'exception de la feuille F 5 (la cinquième comptée à partir du bourgeon terminal), on observe, par comparaison avec des rameaux non défoliés portant 8 à 9 feuilles, une amylolyse toujours supérieure. L'expérience de défoliation, 7 fois répétée (Tableau III) illustre ce phénomène. On voit que la valeur colorimétrique de l'amylolyse, après 14 h d'obscurcissement, est toujours supérieure, après défoliation, à celle obtenue avec des plantes non défoliées.

TABLEAU III

Pelargonium zonale. *Action de la défoliation sur l'amylolyse de la feuille donatrice, exprimée par le pourcentage de transmission.*

Expérience	1	2	3	4	5	6	7	Moyenne et écart-type
Plantes défoliées ..	62	56	78	49	55	54	51	58 (± 18)*
Témoins	33	39	34	34	35	39	37	36 (± 15)

Moyennes de 10 à 30 mesures.
* Différences significatives pour P = 0,01.

TABLEAU IV

Pelargonium zonale. *Amylolyse de la feuille donatrice, en relation avec la concurrence foliaire. Pourcentage de transmission.*

Plantes témoins non défoliées	Plantes défoliées	Plantes non défoliées mais obscurcies	Nombre de mesures
36 (± 15)	59 (± 18)	69 (± 13)	30

Entre parenthèses, la valeur de l'écart-type.

TABLEAU V

Pelargonium zonale. *Action du volume du récepteur sur l'amylolyse de la feuille donatrice. Pourcentage de transmission.*

Feuilles détachées	Talon de 5 cm	Talon de 25 cm	Nombre de mesures
10 (± 11)	34 (± 16)	50 (± 15)	30

Entre parenthèses, la valeur de l'écart-type.

La notion de concurrence foliaire, suggérée par ces résultats, a conduit à rechercher le rôle exercé par les autres feuilles dans le vidage amylolytique d'une feuille prise comme témoin. Dans ce but, l'amylolyse est mesurée après que les feuilles des rameaux non défoliés aient été obscurcies pendant 48 h (à l'exception de la feuille F 5), afin de les appauvrir en amidon. Les résultats (Tableau IV) indiquent une amylolyse comparable à celle obtenue après défoliation, ce qui veut dire que la stimulation de l'amylolyse n'apparaît pas comme le résultat de la défoliation en elle-même, mais comme celui de la suppression d'une concurrence foliaire.

2. Influence du volume de l'organe récepteur sur l'amylolyse foliaire : effet talon

Un aspect quantitatif de l'action du récepteur sur le donateur peut être donné en comparant l'amylolyse d'une feuille test (F 5), selon que cette dernière est maintenue en connexion avec un talon de tige de 0 cm (feuille détachée), de 5 cm et de 25 cm de longueur.

Les résultats obtenus (Tableau V), après 14 h d'obscurité, indiquent que le vidage amylolytique est d'autant plus important que la possibilité de transport vers une masse réceptrice est plus grande.

Des résultats comparables ont été obtenus chez *Tradescantia*, puisque la valeur de l'amylolyse passe de 15 (± 6) pour un rameau de 5 cm, à 40 (± 13) pour un rameau de 25 cm de longueur (moyenne de 40 mesures).

3. Action de la température du récepteur sur l'amylolyse foliaire

L'influence de la température sur la vitesse de l'amylolyse a été étudiée par WASSINK (1953), dans le cas d'une action limitée au donateur foliaire. Les résultats montrent que l'amylolyse présente deux maximums (vers 4° et vers 35 °C) séparés par un minimum à 15 °C, mais rien ne laisse prévoir une action exercée par les parties réceptrices de la plante. Aussi, dans le cas présent, l'action de la température est-elle limitée au récepteur seul, dans le cas du maintien de la connexion feuille-tige.

A cet effet, sur des rameaux de 25 cm de longueur, la seule feuille donatrice F 5 est maintenue à 21 °C, tandis que les températures, appliquées au récepteur, varient entre 0 et 40 °C.

Les résultats, obtenus après un obscurcissement de 14 h, laissent apparaître un maximum d'hydrolyse qui se situe vers 28 °C. De part et d'autre de cette valeur, une augmentation ou une diminution de la température du récepteur détermine une action freinatrice sur l'amylolyse du donateur (fig. 1), ce qui indique que le récepteur joue un rôle limitant dans le vidage de la feuille donatrice.

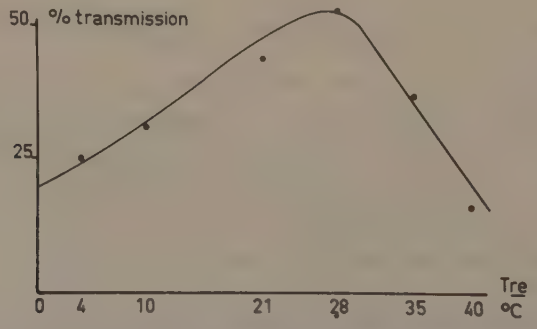


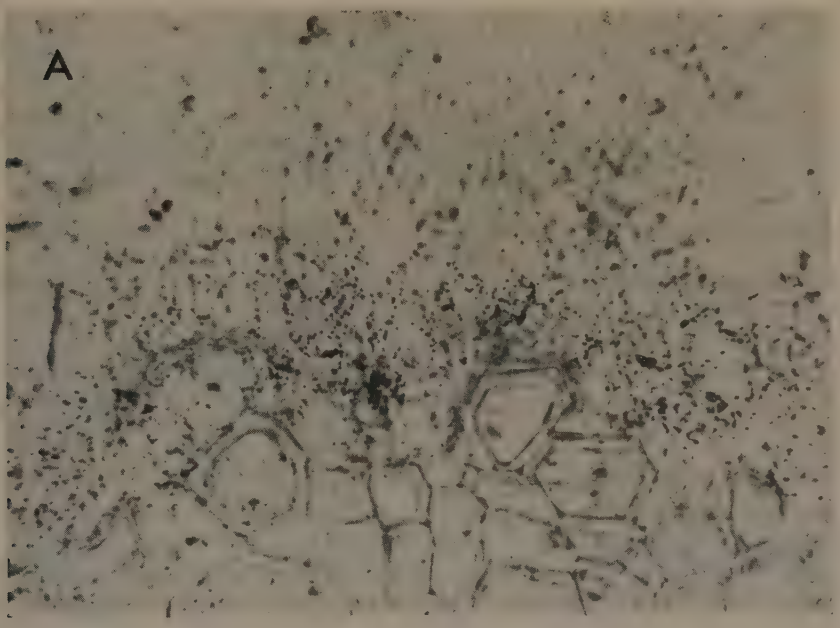
FIG. 1. — *Pelargonium zonale*. Action de la température du récepteur, sur l'amylolyse de la feuille donatrice. Moyenne de dix mesures.

4. Equilibre Amylolyse-Amylosynthèse-Point compensateur

L'amylolyse du donateur, stimulée, à l'obscurité, par les tissus récepteurs, laisse supposer que l'activité du donateur correspond à un état d'équilibre glucidique dont

le déplacement est commandé par les besoins du récepteur. C'est pourquoi, cet équilibre a été recherché lorsque la feuille, exposée à la lumière, est sollicitée par un talon plus ou moins important.

Si l'on compare la charge en amidon d'une feuille donatrice (préalablement vidée d'amidon), exposée à une source lumineuse de 4 000 lx, selon qu'elle est attachée à un talon de 5 cm ou de 79 cm, on constate que la présence d'un talon long agit de telle façon que la feuille donatrice ne dépasse pas un certain seuil d'amylosynthèse. En effet, le noircissement photosynthétique, observable chez la feuille portée par le rameau court prise comme témoin, ne peut être atteint, même après prolongation de l'exposition lumineuse (Tableau VI, Planche I-B, p. 13).



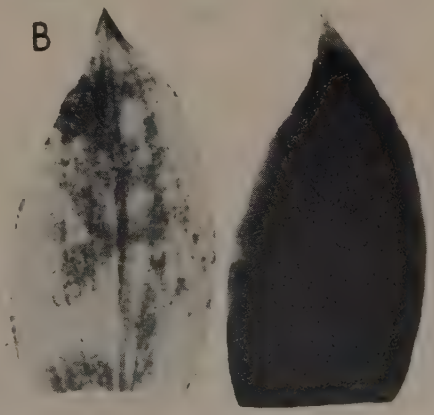


PLANCHE I A. — Histophotographie dans la tige d'*Impatiens sultani*, après apport foliaire de P* pendant 2 h. Localisation des trajectoires β dans le tissu libérien.

I B. — *Tradescantia viridis*. Equilibre amylolyse-amylosynthèse après 20 heures, à la lumière.

A gauche, feuille attachée à un rameau de 79 cm de longueur.

A droite, feuille attachée à un rameau de 5 cm de longueur.

TABLEAU VI

Tradescantia viridis. *Action du talon récepteur sur l'équilibre amylolyse-amylosynthèse, mesuré par le pourcentage de transmission en fonction de la durée d'exposition à la lumière.*

	3 heures	8 heures	20 heures
Talon de 5 cm	97	31	17
Talon de 79 cm	95	66	60

Moyenne de 21 mesures.

Ainsi se trouve défini un niveau d'équilibre amylolyse-amylosynthèse *(point compensateur)* résultant de la synthèse glucidique et de la migration concomitante vers l'organe récepteur.

II. — APPEL DE PHOSPHORE

L'action positive des organes récepteurs sur le transport libérien de P*, apporté par voie foliaire, est étudiée en fonction des déplacements vers les points de croissance d'une part, vers les organes de mise en réserves d'autre part.

A. Appel de croissance

Le déplacement de P* vers les points de croissance est étudié, à différents niveaux de la plante, par les expériences suivantes :

1) Mesure de la fixation de P* au niveau des organes récepteurs,
2) Mesure du vidage de la feuille donatrice,
3) Mesure du déplacement de P* au niveau des voies de transit et relation entre le liber et l'ordre d'appel.

1. Mesure de la fixation de P* au niveau des graines, en fonction de l'âge

Des rameaux de Ricin, portant des graines nombreuses à différents stades de développement, sont séparés de la plante et alimentés en P*, par voie foliaire, pendant 24 h. L'activité en P* est ensuite mesurée au niveau de chaque graine. D'après les résultats obtenus (fig. 2), on voit que le transport est surtout important vers les

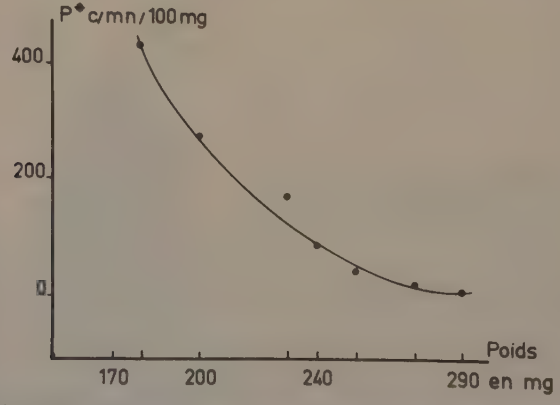


FIG. 2. — Fixation du P* dans la graine de Ricin, en fonction de l'âge défini par la masse. Radioactivités en Imp (c)/mn/100 mg.

graines jeunes, puisque leur radioactivité est de 20 à 40 fois celle des graines âgées, portées par le même rameau (la masse est prise comme mesure de l'âge).

Ces résultats montrent qu'il existe un transport orienté de phosphore surtout vers les organes jeunes, confirmant les expériences d'ARNON et coll. (1940) sur fruits de Tomate.

2. Mesure des mouvements de sortie de P* depuis la feuille donatrice

L'action exercée par les bourgeons en croissance sur le déplacement de phosphore est mesurée sur des rameaux de *Tradescantia viridis*, portant 4 à 5 bourgeons, apical et axillaires. Le phosphore est apporté par voie foliaire et les mouvements de sortie de P* sont exprimés par le pourcentage de phosphore enlevé à la feuille donatrice, selon que l'ablation des bourgeons est faite ou non. Des valeurs numériques (Tableau VII), on peut conclure que la suppression des bourgeons entraîne une diminution de 38 % des quantités de P* qui quittent, dans les mêmes conditions, la feuille donatrice des témoins.

3. Mesure du déplacement de P* au niveau des voies de transit. Relation entre l'ordre d'appel et le liber.

a) APPEL DE P* PAR RHIZOGENÈSE

Des rameaux d'*Impatiens sultani* sont mis à bouturer sur milieu liquide, pendant trois semaines. Après ce temps, les plantes sont divisées, au moment de l'apport foliaire de P*, en trois lots et les mesures sont faites, après 2 h, dans les régions de transit A_1 - A_2 - A_3, immédiatement supérieures à la zone rhizogène, telles que :

A_1 : zone suprarhizogène des plantes témoins à racines nombreuses,

A_2 : zone suprarhizogène des plantes où l'ablation des racines seules est faite,

A_3 : zone suprarhizogène des plantes où l'ablation de la région rhizogène est faite.

Parmi de nombreuses mesures faites, les résultats rapportés ici (Tableau VIII) montrent que la migration de phosphore dépend étroitement de la présence d'une zone de croissance active. En effet, la suppression, soit des racines, soit de la zone rhizogène toute entière, provoque une diminution considérable des quantités de P* mesurées dans les zones de transit A_2 et A_3. La valeur de A_2 traduit l'influence exercée par les ébauches de racines.

TABLEAU VII

Tradescantia viridis. *Pourcentage de P* enlevé à la feuille donatrice, après 24 h, en relation avec l'ablation des bourgeons.*

Témoins	Bourgeons enlevés	% de diminution par rapport aux témoins
29,2 (± 9,5)	18,0 (± 10,6)	— 38 %

Moyenne de 25 mesures.
Résultats significatifs pour P = 0,01.

Tableau VIII

Impatiens sultani. *Activités en P*, en Imp/mn/100 mg, dans la zone suprarhizogène*

A_1 Témoins	A_2 Racines enlevées	A_3 Région rhizogène enlevée
2 001	370	61

Moyenne de 7 mesures.

Tableau IX

Populus nigra. *Montée de phosphore dans la tige, après suppression du cal. Activités en Imp/mn/100 mg.*

	Témoins	Suppression du cal	% de diminution par rapport aux témoins	Nombre de mesures
1re série	1 781	735	−59 %	10
2e série	1 220	710	−42 %	10
3e série	980	560	−43 %	10
4e série	3 935	740	−82 %	10
5e série	4 960	1 110	−78 %	10

b) Appel de P* par calligenèse

Des rameaux de *Populus nigra*, longs de 40 cm, sont mis en culture pendant 3 semaines, sur milieu liquide et en atmosphère saturée, jusqu'à formation d'un cal terminal supérieur bien développé, dont l'obtention est liée à la continuité libérienne (Planche II-A, p. 20).

α) *Suppression du cal.* Dans le but de mettre en évidence l'action exercée par le cal en croissance, sur la montée libérienne de P*, les activités sont mesurées à 10 cm de la base, après que l'ablation des cals ait été faite.

L'expérience (Tableau IX) montre que les quantités de P* entraînées vers le haut, sont en relation étroite avec la présence d'un cal puisque sa suppression détermine une chute immédiate des radioactivités dans les zones de transit.

β) *Expériences d'annélation.* L'annélation circulaire est pratiquée en dessous du cal terminal. Le blocage du transport au-delà de la zone annelée étant bien connu, la mesure des activités est faite *sous l'annélation* et pour les témoins, au niveau correspondant.

Des résultats obtenus (Tableau X), il apparaît que l'annélation a pour conséquence de diminuer la montée de P*, en amont de l'annélation.

Tableau X

Populus nigra. *Montée de phosphore, dans la zone antérieure à l'annélation. Activités en Imp/mn/100 mg.*

	Témoins	Annelés	% de diminution par rapport aux témoins	Nombre de mesures
1re série	2 470	1 422	−43 %	10
2e série	2 969	932	−69 %	12

TABLEAU XI

Tradescantia viridis. *Pourcentage de P* enlevé à la feuille donatrice, en relation avec la défoliation.*

	Plantes témoins			Plantes défoliées			Pourcentage d'augmentation par rapport aux témoins
	Activ. initiale	Activ. finale	% de P enlevé	Activ. initiale	Activ. finale	% de P enlevé	
1re série	628	519	17,2	591	403	27,8	+61 %
2e série	495	405	20,8	506	353	28,5	+37 %
3e série	353	292	16,0	356	241	24,9	+55 %
4e série	231	188	18,6	225	158	29,7	+59 %
moyenne et écart-type	—	—	18,2 (± 5,5)*	—	—	27,7 (± 7,9)*	+53 %

Chaque valeur représente la moyenne de 10 mesures.
* Différence significative pour P = 0,01.

Ainsi, si le transport est lié à la présence même du récepteur et si l'annélation diminue le transport en amont, comme cela apparaît dans les expériences de GAGE et ARONOFF (1960) et dans les résultats précédents, on peut dire que le déplacement alimentaire apparaît comme commandé par la zone de croissance active, et de plus, que l'action d'appel, exercée par cette zone, est également liée au liber.

B. Appel de réserves

S'il existe un transport de phosphore des feuilles vers la tige, comme cela a été montré par MICHEL-DURAND (1939), dans le cas du Gui, l'action exercée par les tissus caulinaires, sur le mouvement libérien de phosphore, est étudiée dans les expériences suivantes :

1) Action de la défoliation sur le vidage de la feuille donatrice,

2) Influence du volume du talon porteur de la feuille donatrice,

3) Influence de la température sur le vidage de la feuille.

1. Action de la défoliation sur le vidage de la feuille donatrice

Sur des rameaux de *Tradescantia viridis*, longs de 25 cm et portant 8 à 9 feuilles, on pratique une défoliation respectant seulement la 5e feuille, comptée à partir du bourgeon terminal. Après un apport équivalent de P*, on mesure le pourcentage de P* enlevé à la feuille donatrice, après 24 h de migration.

Les résultats du tableau XI montrent :

1) que dans chaque série un apport équivalent de P* a été fait, au niveau de la feuille donatrice,

2) que, par comparaison avec les témoins non défoliés, la feuille d'un rameau défolié perd beaucoup plus de P*, au cours de la période considérée. On peut donc en conclure qu'il existe un mouvement de sortie au bénéfice des tissus caulinaires, mouvement amplifié par la défoliation, comme dans le cas des glucides.

2. Influence du volume du talon récepteur

Compte tenu des résultats précédents, les expériences sont faites avec des rameaux porteurs d'une seule feuille donatrice. Les déplacements de P* sont mesurés selon que cette feuille est attachée à un talon de 5 cm, de 10 cm ou de 25 cm de longueur.

On voit, d'après les valeurs du tableau XII, que la quantité de P* qui quitte la feuille donatrice est d'autant plus grande que la masse des tissus caulinaires est plus importante. Des résultats comparables ont été obtenus chez *Pelargonium* ; en effet, les quantités de P*, mesurées à 2 cm sous le nœud de la feuille donatrice sont respectivement de 271 Imp/mn/100 mg et de 59 Imp/mn/100 mg pour des rameaux de 30 cm et 10 cm de longueur (moyenne de 20 mesures).

Cette relation, entre les quantités véhiculées et la masse réceptrice, montre que le mouvement libérien de phosphore est sous la dépendance d'une action exercée par le volume du récepteur.

Tableau XII

Tradescantia viridis. *Pourcentage de phosphore enlevé à la feuille donatrice, en relation avec la longueur du talon.*

	Talon de 5 cm	Talon de 10 cm	Talon de 25 cm	Nombre de mesures
1re série	13,72	19,35	33,13	10
2e série	9,77	—	28,20	10

Tableau XIII

Tradescantia viridis. *Pourcentage de phosphore enlevé à la feuille donatrice, en fonction de la température*

Niveau d'action	0°	10°	14°	22°	28°	32°	35°
Plante entière	7,7	19,7	28,1	35,1	29,7	19,5	20,2
Donateur seul	6,5	19,0	24,2	35,1	32,8	33,5	33,1
Récepteur seul	18,8	21,5	27,3	35,1	30,9	20,3	17,2

Chaque valeur correspond à la moyenne de 10 mesures.

3. Influence de la température sur le vidage de la feuille donatrice

Le vidage de la feuille donatrice est mesuré, sur des rameaux de *Tradescantia*, longs de 25 cm et portant une seule feuille, en fonction de la température (entre 0 et 35 °C) agissant soit sur la plante entière, soit au niveau d'un organe défini, le reste de la plante étant maintenu à 22 °C.

Les valeurs obtenues (Tableau XIII) laissent apparaître, sur la plante entière, l'existence d'un optimum thermique qui se situe vers 22 °C. De part et d'autre de cette zone optimale, l'élévation ou l'abaissement thermique se traduit par une diminution des quantités de P* quittant cette feuille donatrice.

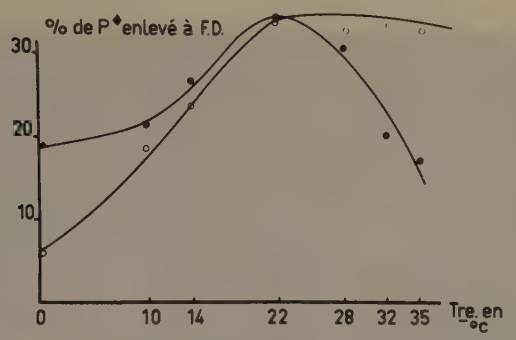


FIG. 3. — *Tradescantia viridis*. Pourcentage de phosphore enlevé à la feuille donatrice F.D., en fonction de la température du récepteur (cercles noirs) ou du donateur (cercles blancs).

Une action thermique localisée (Tableau XIII et fig. 3) montre que les mouvements de sortie d'une feuille sont contrôlés, d'une part par le *minimum thermique du donateur*, d'autre part par *l'action limitante du récepteur à température élevée*.

III. — CONCLUSIONS

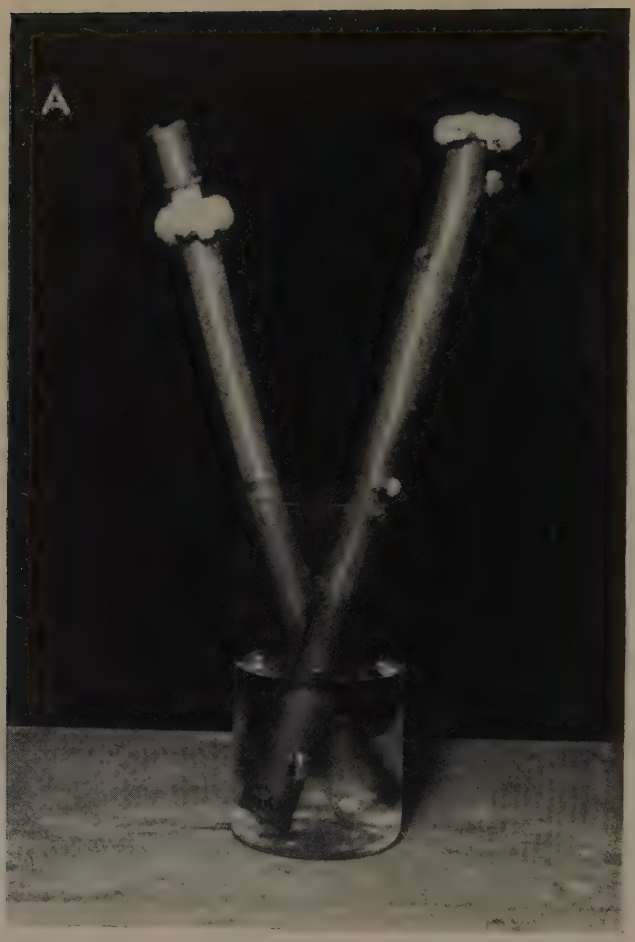
En conclusion, on peut dire que tout mouvement de sortie depuis l'organe donateur apparaît comme étroitement contrôlé par la possibilité de migration, laquelle est d'autant plus grande que l'organe récepteur présente un volume de diffusion plus important.

La possibilité de forcer le vidage de la feuille donatrice, soit par une diminution du volume du donateur (défoliation), soit par une augmentation du volume du récepteur (effet talon) montre que les déplacements sont commandés par le rapport $\frac{\text{masse du récepteur}}{\text{masse du donateur}}$.

L'activité du donateur se présente donc comme le résultat d'une réaction d'équilibre entre les quantités de substances alimentaires disponibles et le vidage vers les zones réceptrices.

IV. TRAITEMENTS SUSCEPTIBLES DE CRÉER OU DE DÉTRUIRE LA PUISSANCE D'APPEL

Dans le but de caractériser les déplacements par appel, j'ai cherché à définir un certain nombre de traitements dont l'action, à un niveau localisé, pouvait avoir une répercussion sur le transport à distance. En conséquence, à côté de la cinétine dont l'action sur le transport a été décrite dans l'historique § A, un certain nombre de traitements ont été utilisés, en fonction de leur caractère de subléthalisation locale, guérissable par la cinétine d'une part, et de leur spécificité d'action sur le



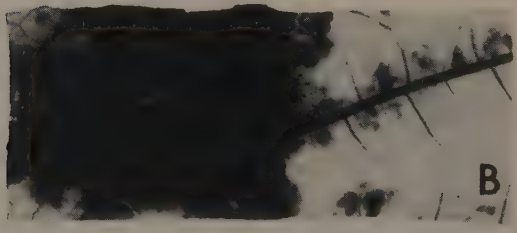


PLANCHE II A. — Formation des cals, chez *Populus nigra*.

II B. — *Nicotiana tabacum*. Rétention de l'amidon dans la moitié gauche de la feuille traitée à la cinétine.

métabolisme d'autre part. Parmi différentes actions étudiées, citons les résultats obtenus avec :

— la température subléthale,

— un inhibiteur respiratoire, le fluorure de sodium (FNa),

— un inhibiteur de protéosynthèse, le chloramphénicol (CPh),

— un inhibiteur de croissance, le tétra-chloronitrobenzène (TCNB).

Leur action est étudiée simultanément sur :

— le vieillissement foliaire, en raison des liens qui existent entre l'âge de la feuille et les déplacements alimentaires,

— le transport par le liber.

A. — ACTION DE LA CINÉTINE

La cinétine (la 6-furfuryl-amino-purine) est utilisée en solution à $0{,}57 \cdot 10^{-4}$ M (20 mg/l), ajustée au moment de l'emploi à pH = 6,8, et les quantités apportées localement varient entre 10 et 20 μl.

1. Action antivieillissante de la cinétine

Le pouvoir antivieillissant de la cinétine, plusieurs fois signalé depuis les travaux de RICHMOND et LANG (1957), est testé sur des feuilles de *Nicotania tabacum*. Les essais, effectués sur des lots de disques homogènes, confirment les résultats des auteurs, puisqu'en effet la survie des disques traités est prolongée de 14 j, par rapport aux témoins non cinétinisés, dont la survie est de 10 j.

2. Action de la cinétine sur les mouvements de substances minérales

a) Action de la cinétine sur l'appel exercé par le bourgeon

Le bourgeon terminal de rameaux de *Tradescantia* reçoit 10 μl de solution de cinétine, tandis que la feuille donatrice, située à 6 cm environ, est alimentée en P*. Les résultats (Tableau XIV) montrent que l'appel du bourgeon est renforcé par la cinétine, puisque les quantités de P* véhiculées, après 1 j, sont augmentées de 53 %.

b) Appel de phosphore par une feuille cinétinisée

On utilise des rameaux de *Tradescantia*, longs de 10 cm, portant deux feuilles séparées par un entre-nœud de 4 à 5 cm de longueur. La feuille réceptrice supérieure (F.R.) est plongée pendant 5 mn, dans une solution de cinétine, après excision des 2 mm terminaux, tandis que la feuille inférieure (F.D.) est alimentée en P*. Après 3 jours, le déplacement est mesuré par le pourcentage de P* véhiculé vers la F.R., par rapport à l'activité initiale de la F.D. (Tableau XV).

Les valeurs du tableau XVIII, qui font apparaître l'importance absolue du phénomène, montrent que l'apport de cinétine à une feuille stimule le transport de P* vers cette feuille.

TABLEAU XIV

Tradescantia viridis. *Action de la cinétine sur le transport de phosphore vers le bourgeon. Activités en Imp/mn/100 mg.*

Témoins	Bourgeons cinétinisés	% d'augmentation par rapport aux témoins	Nombre de mesures
1 022 (± 410)	1 564 (± 620)	+53 %	53

Résultats significatifs au seuil de P = 0,01.

TABLEAU XV

Tradescantia viridis. *Pourcentage de phosphore transporté vers une feuille après traitement à la cinétine.*

Feuille cinétinisée	Feuille témoin	Nombre de mesures
1,68 % (± 0,35)	0,21 % (± 0,23)	22

Résultats significatifs pour P = 0,01.

TABLEAU XVI

Tradescantia viridis. *Quantités de phosphore transportées vers une feuille obscurcie. Activités en Imp/mn/feuille.*

Durée du transport	Feuille témoin non obscurcie	Feuille obscurcie	Nombre de mesures
3 j	186	111	13
7 j	358	87	12

L'ensemble de ces résultats montre que la cinétine est capable d'induire, à distance, un déplacement de P* vers une feuille adulte qui, normalement, ne constitue pas un pôle attractif, ou vers laquelle, du moins, ne se font que des migrations faibles.

Par comparaison, la mise à l'obscurité de la feuille ne stimule pas les déplacements de phosphore, vers cette feuille, comme en témoignent les résultats du tableau XVI.

c) Rétention au niveau de la feuille donatrice

Si une feuille est alimentée simultanément en phosphore et en cinétine, on constate (Tableau XVII), par comparaison avec des témoins sans apport de cinétine, que la cinétine exerce, localement, une action freinatrice à l'égard des mouvements de sortie de P* depuis la feuille donatrice traitée à la cinétine.

La mesure de la rétention foliaire, consécutive au traitement à la cinétine, a été faite en fonction du temps, sur un lot de 10 plantes, et montre que l'efficacité de la cinétine s'affaiblit progressivement, pour devenir sensiblement nulle au bout de 7 jours (fig. 4).

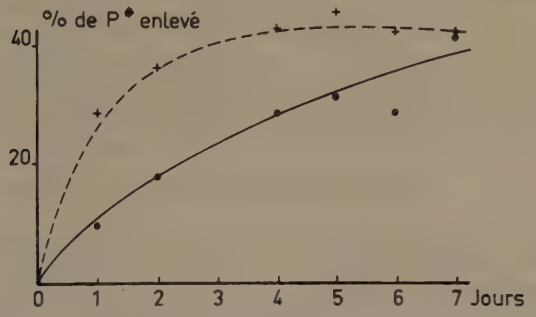


FIG. 4. — *Tradescantia viridis*. Action retardatrice de la cinétine sur le pourcentage de phosphore enlevé à la feuille donatrice, en fonction du temps.

Ces résultats, conformes aux idées de MOTHES (1961), montrent que le pouvoir de rétention n'apparaît que comme un cas particulier de la puissance d'appel.

TABLEAU XVII

Tradescantia viridis. *Pourcentage de phosphore enlevé à la feuille donatrice, après apport de cinétine.*

F.D. témoins	F.D. cinétinisées	% de rétention par rapport aux tém.	Nombre de mesures
28,55 (± 8,7)	6,74 (± 6,7)	75 %	30

Résultats significatifs pour P = 0,01.

TABLEAU XVIII

Tradescantia vidiris. *Activités en phosphore, en Imp/mn/100 mg, mesurées au niveau de la feuille réceptrice cinétinisée, selon que la feuille donatrice est elle-même cinétinisée ou non*

F.D. cinétinisée F.R. cinétinisée	F.D. non cinétinisée F.R. cinétinisée	Témoins	Nombre de mesures
1 121	2 157	372	20

d) **Conflits d'appels**

Les mouvements de P*, vers une feuille supérieure cinétinisée (F.R.) sont mesurés, selon que la feuille donatrice de phosphore (F.D.) est elle-même traitée ou non à la cinétine.

Après une migration de 3 jours, les résultats (Tableau XVIII) montrent, par rapport aux témoins non cinétinisés, l'existence d'un conflit d'appels entre les 2 feuilles cinétinisées, mis en évidence par une quantité de P* inférieure à celle déplacée lorsque la feuille F.D. n'est pas elle-même cinétinisée. Ces résultats confirment l'action de rétention exercée localement, au niveau de la F.D., par la cinétine, comme cela a été montré ci-dessus.

e) Relation entre la migration provoquée par la cinétine et le mouvement dans le liber

α) *Expériences d'annélation.* Dans le but de tester la voie empruntée par le phosphore dans son cheminement vers la feuille cinétinisée, des annélations, par la chaleur, sont faites entre la feuille F.R. et la feuille F.D. La mesure des activités est faite, 24 h après le traitement, d'une part sous l'annélation et au niveau correspondant pour les témoins, d'autre part au niveau des feuilles F.R. cinétinisées.

Les résultats obtenus (Tableau XIX) permettent de dire :

1) que l'annélation stoppe tout mouvement de P* au-delà de l'annélation (à noter que les feuilles réceptrices gardaient toute leur turgescence, ce qui signifie que la circulation ligneuse était intacte),

2) que l'appel, émanant de la feuille sous l'influence de la cinétine, doit s'exercer par l'intermédiaire du liber, puisque l'annélation provoque une diminution du transport en deçà de la zone détruite, ce qui a déjà été signalé à propos des expériences de calligenèse.

TABLEAU XIX

Tradescantia viridis. *Activités en phosphore, en nombre d'Imp/mn/100 mg, mesurées après annélation.*

Annélation thermique		Témoins non annelés		Nombre de mesures
Sous l'annélation	F. réceptrice cinétinisée	Niveau correspondant	F. réceptrice cinétinisée	
546	2	1 148	269	10

TABLEAU XX

Tradescantia viridis. *Pourcentage de rubidium transporté dans la tige, après traitement du bourgeon à la cinétine.*

Témoins non traités	Traités à la cinétine	Pourcentage d'augmentation
2,71 (± 0,88)	4,54 (± 1,14)	67 %

Moyenne de 15 mesures. Différences significatives pour P = 0,01.

TABLEAU XXI

Tradescantia viridis. *Action de la cinétine sur le pourcentage de ^{14}C, transporté au bourgeon, après 24 h.*

Apport d'eau	Apport de cinétine	% d'augmentation	Nombre de mesures
7,5 (± 1,6)	11,4 (± 2,7)	+67 %	24

Résultats significatifs pour P = 0,01.

β) *Mesure dans les voies de transit.* Le bourgeon terminal ayant été traité à la cinétine, l'action de la cinétine sur le transport est mesurée par les déplacements de Rb*, 24 h après l'apport, dans les voies de transit, c'est-à-dire entre la feuille

donatrice et le bourgeon, par comparaison avec le mouvement qui s'effectue chez une plante dont le bourgeon n'a pas été cinétinisé.

Ces résultats (Tableau XX) montrent que la stimulation de l'appel du bourgeon, par la cinétine, n'est pas seulement une accumulation dans la zone traitée, mais correspond à une augmentation générale du transport.

3. Action de la cinétine sur les mouvements de glucides

a) Action sur l'amylolyse foliaire

La solution de cinétine est vaporisée sur une moitié de feuille de Tabac détachée. Après 3 jours, un obscurcissement de 14 h laisse apparaître, après coloration à l'iode ioduré, une amylolyse retardée dans la partie cinétinisée (Planche II B, p. 20).

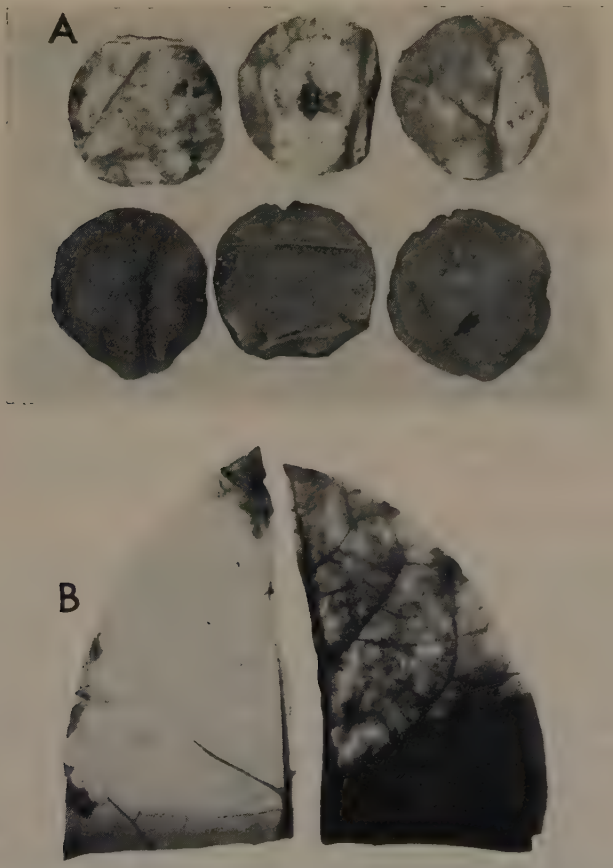


PLANCHE III A. — *Nicotiana tabacum.* Guérison de la subléthalisation thermique par la cinétine (rangée inférieure), 9 jours après le traitement.

III B. — *Nicotiana tabacum.* Action de la subléthalisation thermique sur le vidage amylolytique, après 20 h.
A gauche, feuille subléthalisée,
A droite, feuille témoin non subléthalisée.

Le traitement à la cinétine, au niveau foliaire, se traduit par une rétention locale de l'amidon alors que la moitié non traitée présente une disparition beaucoup plus considérable de l'amidon.

b) Transport à distance des glucides

L'apport de cinétine, au bourgeon terminal d'un rameau de *Tradescantia*, augmente de 67 % les quantités de ^{14}C transportées vers ce même bourgeon, après que la feuille donatrice ait été alimentée en glucose ^{14}C (Tableau XXI).

B. — TRAITEMENTS DE SUBLÉTHALISATION LOCALE

1. Action de la température subléthale

Comme les expériences d'ENGELBRECHT et de MOTHES (1960) l'ont montré, l'action d'une température subléthale conduit une feuille à une sénescence prématurée ; de plus, la cinétine jouit de la propriété de redonner à cette feuille ses propriétés concurrentielles.

a) Action de la température subléthale sur le vieillissement foliaire

Des disques de feuille de Tabac, placés sur eau distillée et à la lumière, montrent que la subléthalisation, réalisée par le traitement à 50 °C pendant 60 s, entraîne une fanaison avancée de 2 jours par rapport aux témoins. Par contre, des disques de la même feuille ayant subi le même traitement, sont guéris par l'action de la cinétine ajoutée au milieu de survie, puisque la fanaison est retardée de 12 j, par rapport aux témoins non subléthalisés, pour lesquels la survie est de 9 j en moyenne.

La photographie des disques traités laisse voir, au 9e jour l'état, de conservation des feuilles subléthalisées et cinétinisées (Planche IIIA, p. 25), traduisant la persistance de la vitalité des tissus comme en témoigne l'aspect plus sombre des disques.

b) Action de la température subléthale sur l'amylolyse

α) *Stimulation du vidage amylolytique*. Des feuilles de Tabac, maintenues en connexion avec la plante, sont traitées à 50 °C pendant 60 s. Après 3 jours, les plantes sont placées à l'obscurité pendant 20 h ; l'amylolyse consécutive est mise en évidence, après coloration au test de Sachs (Planche III B, p. 25).

Des expériences semblables sont menées avec des feuilles de *Pelargonium* maintenues en connexion. L'amylolyse, obtenue après 8 h d'obscurcissement, est exprimée par le pourcentage de transparence foliaire (Tableau XXII).

Les résultats obtenus permettent de conclure à une stimulation de l'amylolyse, après le traitement subléthal. Cette accélération doit s'interpréter comme le résultat d'un transport de glucides plus important vers les autres parties de la plante, par affaiblissement du caractère de rétention de l'organe foliaire.

β) *Action de la subléthalisation sur la respiration*. Dans le but de voir si la stimulation amylolytique observée n'est pas imputable à une augmentation du taux de la respiration, consécutive au traitement, l'intensité des échanges respiratoires est mesurée au microrespiromètre de WARBURG.

L'expérience est faite, à 27 °C, avec des disques de feuilles de *Pelargonium*, de 44 mm de diamètre, en utilisant des fioles de 30 cm^3 de volume. Le disque droit, servant de témoin, est prélevé avant le choc thermique que subit la moitié gauche de la feuille.

On peut conclure, d'après les résultats obtenus (Tableau XXIII) que le choc thermique entraîne, après une exaltation passagère, une diminution notable de l'intensité respiratoire, dès la 2e heure consécutive au traitement, diminution qui se maintient 24 h après. De ce fait, cette diminution des échanges empêche d'attribuer à la respiration l'augmentation de l'amylolyse observée.

TABLEAU XXII

Pelargonium zonale. *Action de la subléthalisation thermique sur l'amylolyse foliaire, exprimée en p. cent de transmission.*

Durée de l'amylolyse	Témoins	Feuilles subléthalisées	Nombre de mesures
0 heure	6 (± 5)	6 (± 4)	28
8 heures	21 (±11)*	55 (± 17)*	24

* Résultats significatifs pour P = 0,01.

TABLEAU XXIII

Pelargonium zonale. *Action de la subléthalisation thermique sur les échanges respiratoires. Quantité d'O_2 absorbé en µ l/h/disque.*

Durée après le traitement	Témoin	Subléthalisé	Pourcentage de variation par rapport aux témoins	Nombre de mesures
0 heure	117	139	+22 (± 14)	9
2 heures	148	112	−23 (± 16)	13
24 heures	151	126	−18 (± 19)	11

TABLEAU XXIV

Pelargonium zonale. *Action de la subléthalisation du récepteur sur l'amylolyse de la feuille donatrice, exprimée par le pourcentage de transmission.*

Témoin	Récepteur subléthalisé	Nombre de mesures
27 (± 8)	12 (± 5)	16

Résultats significatifs pour P = 0,01.

γ) *Guérison de la subléthalisation par la cinétine.* Des feuilles de Tabac subléthalisées, puis badigeonnées avec une solution de cinétine à un niveau localisé, laissent apparaître une rétention importante de l'amidon dans la seule région cinétinisée (Planche IV A, p. 29), ce qui confirme que le traitement thermique avait bien créé l'état de subléthalité guérissable par la cinétine, tel que ENGELBRECHT et MOTHES l'avaient défini (1960).

δ) *Action de la température subléthale sur le talon récepteur.* L'amylolyse chez *Pelargonium* est observée, au niveau du donateur, dans le cas où la subléthalisation

a été réalisée en traitant l'ensemble des tissus récepteurs de la tige à 50 °C pendant 120 s.

L'amylolyse consécutive montre que le choc thermique impose un retard au vidage glucidique de la feuille donatrice comme en témoignent les valeurs colorimétriques (Tableau XXIV) indiquant, par là, le rôle important joué par le récepteur dans le transport.

Le bouturage consécutif des rameaux a permis le développement normal des pousses, traduisant donc que seul un traitement subléthal avait été réalisé.

c) Action de la température subléthale sur l'appel de phosphore

L'action de la température subléthale a été exercée sur le bourgeon terminal de rameaux de *Tradescantia*. Après apport de P* à la feuille donatrice, les activités sont mesurées au niveau du bourgeon, après 24 heures.

TABLEAU XXV

Tradescantia viridis. *Action de la température subléthale sur le transport de phosphore au bourgeon Activités en Imp/mn/100 mg.*

Intervalle entre le traitement et l'apport de phosphore	Témoins	Subléthalisés		Subléthalisés + cinétine		Nombre de mesures
	Activité	Activité	% de variation	Activité	% de variation	
0 heure ..	3 036 (± 1 140)	2 116 (±1 024)*	—30 %	1 931 (± 854)*	— 37 %	32
48 heures..	459 (± 132)	494 (± 293)	0 %	730 (± 291)**	+ 47 %	10

* Résultats significatifs pour P = 0,01.
** Résultats significatifs pour P = 0,05.

D'après les résultats obtenus (Tableau XXV) on peut dire :

1 — que le traitement thermique entraîne un affaiblissement de l'appel exercé par le bourgeon, conséquence de l'état subléthal créé (le bouturage consécutif a permis le développement normal des pousses nouvelles, ce qui traduit une guérison naturelle assez rapide),

2 — que la cinétine, appliquée aussitôt après le traitement, ne lève pas l'inhibition provoquée,

3 — que la guérison naturelle, mentionnée ci-dessus, se vérifie puisque, 2 j après le traitement, l'appel émanant du bourgeon traité est comparable à celui du témoin et qu'il est possible d'augmenter à nouveau leur puissance d'appel, par la cinétine.

2. Action du fluorure de sodium

Le fluorure de sodium a été utilisé en solution à 10^{-1} M (4,2 g/l) ou à 10^{-2} M (0,42 g/l) et à pH = 4,5.

a) Action du vieillissement foliaire

Des disques de feuilles de Tabac sont immergés, pendant 5 mn, dans une solution de FNa à 10^{-1} M. L'action préventive ou curative de la cinétine est analysée selon

PLANCHE IV A. — *Nicotiana tabacum.* Guérison de la subléthalisation thermique par la cinétine. Amylolyse d'une feuille subléthalisée dont le quart supérieur gauche a été badigeonné à la cinétine.

IV B. — *Nicotiana tabacum.* Action guérissante de la cinétine, à l'égard du traitement au fluorure de sodium.
Te = disques témoins, sans traitement.
FNa = disques traités au fluorure.
K.av. - K.ap. = disques immergés dans une solution de cinétine, soit avant, soit après le traitement au fluorure.

que les disques sont plongés pendant 5 mn dans une solution de cinétine, soit avant, soit après le traitement à l'inhibiteur.

Les résultats montrent (Planche IV B, p. 29) qu'on obtient une fanaison dès le 5e jour, avec nécrose généralisée, pour les disques ayant reçu uniquement le FNa, ce qui correspond à une mort prématurée de 7 j par rapport aux témoins comme par rapport à ceux traités à la cinétine, pour lesquels la survie est égale à celle des témoins.

b) Action sur l'amylolyse foliaire

Le FNa, à 10^{-2} M, a été employé dans le but de réduire le rôle du talon dans les déplacements, par blocage métabolique dû à l'inhibition de la respiration. En raison d'un transport possible, son action est analysée simultanément au niveau du donateur et du récepteur.

Les valeurs, obtenues chez *Tradescantia* (Tableau XXVI), permettent de noter que l'amylolyse plus faible en cas de traitement généralisé (consécutif à la migration du fluorure après apport au récepteur) indique un effet additif de FNa, à la fois sur la feuille donatrice et sur le récepteur, et montre, par voie de conséquence, l'influence exercée par le récepteur.

TABLEAU XXVI

Tradescantia viridis. *Amylolyse foliaire, exprimée par le pourcentage de transmission, après action du FNa à différents niveaux de la plante.*

Action sur le récepteur	Action sur le donateur	Témoin non traité	Nombre de mesures
14 (± 5)	20 (± 6)	30 (± 10)	15

Résultats significatifs pour P = 0,01.

TABLEAU XXVII

Tradescantia viridis. *Action du FNa et de la cinétine sur le transport de phosphore au bourgeon. Activités en Imp/mn/100 mg.*

Témoins	FNa		FNa + cinétine		Nombre de mesures
Activité	Activité	% de variation	Activité	% de variation	
918 (± 353)	603 (± 287)*	— 35 %	856 (± 394)**	— 7 %	20

* Résultats significatifs pour P = 0,01.
** Résultats significatifs pour P = 0,05.

c) Action du FNa sur l'appel de phosphore

L'action inhibitrice du FNa à 10^{-1} M est analysée au niveau des bourgeons. Le traitement ménagé, c'est-à-dire limité à une immersion pendant 10 mn, suivie d'un lavage (5 mn), soit à l'eau, soit avec une solution de cinétine, montre que l'action

freinatrice du FNa sur le transport de P* peut être en partie levée par le traitement postérieur à la cinétine (Tableau XXVII).

En conclusion, on peut dire que le mouvement de P* dépend fortement de l'activité respiratoire des tissus jeunes déterminant l'appel de P*.

3. Action du chloramphénicol

Le chloramphénicol (CPh) est connu comme un antibiotique exerçant une action inhibitrice dans la protéosynthèse bactérienne comme dans la protéosynthèse végétale. Il exerce également une action freinatrice sur l'accumulation saline (JACOBY et SUTCLIFFE, 1962), sur la pénétration du glucose (PEAUD-LENOËL et de GOURNAY-MARGERIE, 1962) et sur l'absorption des sulfates (CHAMPIGNY, 1963), etc.

L'action guérissante de la cinétine, à l'égard du CPh, a été montrée par MOTHES (1961). Dans les expériences qui suivent, le CPh a été employé en solution à $1{,}28.10^{-2}$ M (4 g/l) et à pH = 6,9.

a) Action sur le vieillissement foliaire

Selon le même schéma expérimental déjà décrit, des disques de feuilles de Tabac sont immergés pendant 5 mn dans la solution de CPh ; dans la même série, l'action préventive ou curative de la cinétine est analysée selon que le matériel est traité pendant 5 mn, avant ou après le traitement à l'inhibiteur.

Dès le 4e jour, le CPh entraîne un noircissement avec nécrose des disques traités. L'action guérissante de la cinétine est retrouvée, puisque la survie est prolongée de 7 j, par rapport aux disques traités uniquement au CPh.

b) Action sur l'appel de phosphore

La mesure du transport de P* est faite, après que les bourgeons aient été traités au CPh, par immersion dans la solution. L'action freinatrice, sur l'appel de P*, se manifeste lorsque le seuil d'efficacité est atteint par le traitement avec une solution à 4 p. 1000, 5 j avant l'apport de P* à la feuille donatrice (Tableau XXVIII).

D'après les données numériques, on voit que le CPh diminue l'appel exercé par le bourgeon et que l'apport de cinétine efface cette action freinatrice de l'inhibiteur de protéosynthèse.

TABLEAU XXVIII

Tradescantia viridis. *Action du chloramphénicol et de la cinétine sur le transport de phosphore au bourgeon. Activité en Imp/mn/100 mg.*

Témoins	CPh		CPh + cinétine		Nombre de mesures
Activité	Activité	% de variation	Activité	% de variation	
688 (± 265)	504 (± 243)*	— 27 %	920 (± 366)*	+ 34 %	34

* Résultats significatifs pour P = 0,01.

Tableau XXIX

Tradescantia viridis. *Action du tétra-chloronitrobenzène et de la cinétine sur le transport de phosphore au bourgeon. Activité en Imp/mn/mn/100 mg.*

Témoin	TCNB		TCNB + cinétine		Nombre de mesures
Activité	Activité	% de variation	Activité	% de variation	
2 547 (± 1 030)	1 525 (± 760)*	— 41 %	2 318 (± 1 105)*	— 9 %	31

* Résultats significatifs pour P = 0,01.

4. Action du tétra-chloronitrobenzène

Le 2,3,5,6-tétra-chloro-l-nitrobenzène (TCNB), employé en phytopathologie et connu sous le nom de fusarex (Mooi, 1949), provoque après pulvérisation sur la plante, une diminution de la croissance et du transport du Virus du Tabac (Brants, 1961). En raison même de son action sur le bourgeon, le TCNB a été employé en pulvérisation.

a) Action sur le vieillissement foliaire

Le TCNB détermine, au niveau des disques de feuille de Tabac, saupoudrés avec le poison, une fanaison avancée de 4 j, par rapport aux témoins. Le traitement à la cinétine retarde le vieillissement d'une durée égale à celle des témoins non traités, dont la durée de survie est de 10 jours.

b) Action sur l'appel de phosphore

L'action du TCNB sur l'appel de P* émanant du bourgeon est mesurée par les quantités de P* véhiculées vers le bourgeon traité, après une migration de 24 h ; en même temps, l'action guérissante de la cinétine, évoquée par les résultats précédents, est analysée après apport au bourgeon de cinétine sur la moitié du lot des plantes traitées au TCNB.

Les résultats obtenus (Tableau XXIX) montrent que la diminution de l'appel, due à l'action du TCNB, est levée par le traitement postérieur du bourgeon à la cinétine.

C. — CONCLUSIONS

Conformément aux expériences de Mothes (1961), la cinétine apparaît comme une substance active capable d'augmenter, localement, la puissance d'appel de l'organe traité. Mais cette stimulation, ainsi créée, conduit non seulement à une accumulation locale dans le récepteur, mais fait retentir son effet à distance en augmentant les mouvements dans le liber. Appliquée à la feuille donatrice, la cinétine exerce une action de rétention à l'égard des glucides et des phosphates.

D'autre part, des traitements locaux de subléthalisation se traduisent par un vieillissement foliaire prématuré et par une diminution, soit de la rétention de l'organe donateur, soit de la puissance d'appel de l'organe récepteur.

Il est enfin important de souligner le conflit qui existe entre les traitements de sublétlialisation et leur guérison consécutive par la cinétine. Cette action curative s'exerce non seulement à l'égard des inhibiteurs de protéosynthèse (chloramphénicol, méthyltryptophane, MOTHES, 1964) mais également à l'égard du fluorure de sodium et du tétrachloronitrobenzène.

V. SPÉCIFICITÉ DES APPELS MOLÉCULAIRES

L'action positive de la cinétine se manifeste à l'égard de molécules extrêmement diverses (acides aminés, phosphates, sulfates, glucides) comme cela ressort des expériences de l'école de MOTHES (ENGELBRECHT, 1961) et des résultats précédents. De plus, cette puissance attractive développée par la cinétine peut même s'exercer vis-à-vis d'un acide aminé n'entrant pas dans la protéogenèse, tel l'acide α-amino-isobutyrique (ENGELBRECHT, 1961).

Pour ces raisons, on peut se demander si l'action de la cinétine et plus particulièrement la puissance d'appel d'un organe récepteur peut se manifester indifféremment à l'égard de tout corps introduit dans la plante et susceptible de circuler dans le liber.

Parmi les perspectives d'investigation sur la mobilisation spécifique de substances, les recherches ont été intentionnellement dirigées vers l'emploi d'éléments mineurs (voir chapitre **II** § B *a*), parmi lesquels une attention toute particulière a été portée au chlore.

L'existence d'une spécificité d'appel peut apparaître à travers les expériences suivantes :

— polarité du transport,
— action de la défoliation,
— action de la transpiration,
— action de la cinétine.

A. — POLARITÉ DU TRANSPORT

La prédominance des mouvements basipètes du P* a déjà été signalée (PENOT, 1956), c'est pourquoi la répartition de 4 substances (P*, Cl*, sucres-C* et Rb*) est mesurée, séparément, sur des rameaux de *Tradescantia* formés d'un simple talon de tige de masse égale de part et d'autre de la feuille donatrice (300 mg environ). Après une migration de 3 j, les activités sont mesurées de part et d'autre de la feuille donatrice et le rapport

$$\frac{\text{Activité du talon inférieur (II)}}{\text{Activité du talon supérieur (I)}}$$

est établi (Tableau XXX).

TABLEAU XXX

Répartition des activités en Cl, C*, P* et Rb* dans la tige de* Tradescantia viridis, *après 3 jours de transport.*

	Impulsions/mn/100 mg		Rapport moyen II/I (*a*)	Nombre de mesures
	Portion supérieure I	Portion inférieure II		
Cl*	19,3	17,7	0,93 (± 0,33)	25
C*	90,3	21,4	0,27 (± 0,13)	24
P*	19,7	29,7	1,58 (± 0,92)	34
Rb*	85,8	191,1	2,39 (± 0,91)	15

a) Différences significatives pour P = 0,01.
1,58 ≠ de 1,00 pour P = 0,05.

On constate que le déplacement s'établit (fig. 5) :

— de façon non orientée pour le chlore,

— de façon orientée pour P*, C* et Rb* : mais alors que le mouvement de C* est surtout dirigé vers la portion supérieure (plus jeune) de la tige, les migrations de P* et de Rb* manifestent toujours une prédominance à la descente (appel de réserves

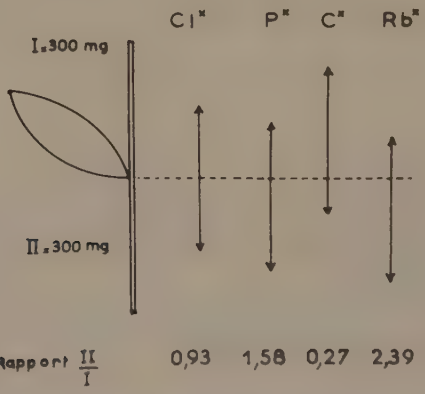


FIG. 5. — *Tradescantia viridis*. Direction des migrations du chlore, du phosphore, des glucides-C* et du rubidium, vers une partie de tige de masse égale, supérieure (I) ou inférieure (II) à la feuille donatrice.

vers les tissus âgés ?). Ces données, plusieurs fois vérifiées (en particulier en fonction du temps) appellent d'autres expériences pour être interprétées, mais illustrent les faits suivants :

— le mouvement de certaines molécules est un mouvement orienté,

— dans le liber, les mouvements moléculaires sont indépendants les uns des autres.

B. — MIGRATIONS COMPARÉES DU PHOSPHORE ET DU CHLORE

1. Action de la défoliation

Sur des rameaux de *Tradescantia*, longs de 25 cm et munis de 8 à 9 feuilles, on pratique une défoliation respectant la 5e feuille. Après un apport équivalent de radio-élément, les mouvements de sortie sont mesurés, après 24 h, par le pourcentage d'élément ayant quitté cette feuille, par comparaison avec les témoins non défoliés.

La défoliation (Tableau XXXI) entraîne pour la seule feuille maintenue en connexion :

Tableau XXXI

Tradescantia viridis. *Pourcentage de phosphore ou de chlore enlevé à la feuille donatrice, en relation avec la défoliation.*

	Témoins non défoliés	Défoliés	Nombre de mesures
Phosphore	18,2 (± 5,5)	27,7 (± 7,9)	40
Chlore	15,6 (± 11,4)	5,0 (± 6,7)	36

Résultats significatifs pour P = 0,01.

— une stimulation du vidage, dans le cas du phosphore,

— par contre, une diminution du vidage de la feuille donatrice de chlore.

Tableau XXXII

Tradescantia viridis. *Pourcentage de Cl* et de P* véhiculé vers les feuilles et les tiges, après 4 jours.*

	Chlore			Phosphore			
Feuilles	25,1	18,0	16,0	1,3	0,4	0,8	0,6
Tiges	26,8	28,0	15,8	42,9	21,0	20,7	21,2

Moyenne de 11 mesures pour chaque valeur.

Cette apparente contradiction s'explique si l'on attribue, aux feuilles, un rôle de stimulation du transport du chlore.

2. Action de la transpiration

a) Migration vers les feuilles

Les mouvements de Cl et de P vers les feuilles sont mesurés, après une migration de 4 j, sur des plantes placées dans des conditions de transpiration active (lumière, air libre). Par comparaison, les déplacements dans la tige sont donnés également.

D'après les résultats (Tableau XXXII), on voit que, dans les mêmes conditions de transpiration, seul le mouvement de chlore vers les feuilles est important.

Tableau XXXIII

Tradescantia viridis. *Répartition du Cl* après 5 jours, selon que la feuille réceptrice supérieure est obscurcie ou non. Activités en Imp/mn/100 mg.*

Niveau de mesure	F.R. éclairée	F.R. obscurcie
F.R. supérieure	105 (± 17)	21 (± 13)
Zone supérieure de la tige	39 (± 12)	21 (± 11)
Zone inférieure de la tige	28 (± 7)	34 (± 10)
F.R. inférieure	83 (± 17)	86 (± 16)

Moyenne de 15 mesures.

b) **Action du courant transpiratoire : transport à l'obscurité**

L'action stimulatrice du courant transpiratoire, sur les mouvements de chlore, peut être mise en évidence par le transport de Cl au-delà d'une annélation, en cas de transpiration active (Penot, 1964). Ce résultat se trouve confirmé par l'expérience suivante.

Des rameaux portant deux feuilles réceptrices situées de part et d'autre de la feuille donatrice sont placés en atmosphère saturée, dans le but de réduire l'activité transpiratoire des feuilles. De plus, la feuille réceptrice supérieure est soustraite à l'exposition lumineuse en l'enrobant de papier d'aluminium.

Les résultats (Tableau XXXIII), confirmés par ceux d'expériences de plus courte durée (3 j), montrent que le mouvement de Cl* est fortement diminué, non seulement vers la feuille obscurcie, mais encore vers la partie de la tige qui la porte.

Ainsi, la facilité avec laquelle le chlore peut être entraîné par le courant transpiratoire traduit un mouvement de sortie aisée du liber. Au contraire, l'absence de stimulation des mouvements de P*, par la transpiration, démontre une rétention libérienne importante.

3. Influence de la masse réceptrice

Nous avons vu, d'une part que le vidage de la feuille donatrice de phosphore est stimulé par l'augmentation du volume du récepteur (chapitre **III** § II B-2), d'autre part que les feuilles ne représentent pas un lieu de migration pour P* (chapitre **V** § B-2*a*), aussi l'étude du transport, en fonction de la masse réceptrice, est-elle limitée au cas du Cl*.

a) **Effet du talon**

Sur des rameaux de *Tradescantia*, portant une seule feuille donatrice de chlore, on compare les déplacements, en fonction de la masse de tissus de la tige en connexion avec cette feuille.

Les résultats (Tableau XXXIV) montrent que, conformément à ceux obtenus avec le phosphore et les glucides, les quantités de Cl* véhiculées sont d'autant plus grandes que le volume de diffusion présenté par la masse caulinaire est plus élevé.

TABLEAU XXXIV

Tradescantia viridis. *Action du volume récepteur sur le transport de chlore, après 4 jours.*

	Talon de 516 mg	Talon de 1 434 mg
Imp/mn/rameau	124 (± 25)	308 (± 60)
Pourcentage de Cl enlevé à la feuille F.D.	9 %	32 %

Moyenne de 13 mesures.

TABLEAU XXXV

Tradescantia viridis. *Pourcentage de Cl* transporté vers les tiges (T) et les feuilles (F), en fonction de la masse réceptrice.*

Masse en mg	872 (T)	935 = 354(F) + 581(T)	1 936 (T)	2044 = 872(F) + 1172(T)
Pourcentage de Cl* transporté	24	34 = 12(F) + 22(T)	43	53 = 8(F) + 45(T)

Mesures de 11 plantes.

b) Migration vers les feuilles et les tiges

Les quantités de Cl* transportées sont mesurées sur des rameaux feuillés ou non, placés à l'obscurité (suppression de la transpiration) en fonction de l'augmentation de la masse réceptrice foliaire (F) ou caulinaire (T).

On voit (Tableau XXXV) que non seulement le transport est plus important quand la masse réceptrice caulinaire est plus grande, mais que les feuilles, même à l'obscurité, représentent un volume de diffusion pour le chlore.

Cette migration du chlore vers les feuilles, déjà observée, en d'autres circonstances, par GAGE et ARONOFF (1960) et par ARISZ (1960) montre que les feuilles jouent par rapport à la feuille donatrice, le rôle de récepteurs et non de donateurs concurrents ; ceci explique la stimulation du vidage de la feuille donatrice, en cas de non-défoliation.

4. Migration vers une zone traitée à la cinétine

a) Migration vers une zone intrafoliaire

Les migrations de Cl* et de P*, à l'intérieur du limbe, sont mesurées sur des feuilles de *Pelargonium*, selon que le pôle opposé à la zone d'apport est badigeonné ou non, sur une surface de 450 mm², avec 20 μl d'une solution de cinétine (voir Chapitre **IV** § A).

Les résultats obtenus montrent que le traitement par la cinétine ne stimule pas les migrations de Cl* vers les zones traitées (fig. 6). Par contre, les activités, mesurées en cas d'apport de P*, témoignent d'une activation des mouvements de phosphore en présence de cinétine (Tableau XXXVI), après 24 h.

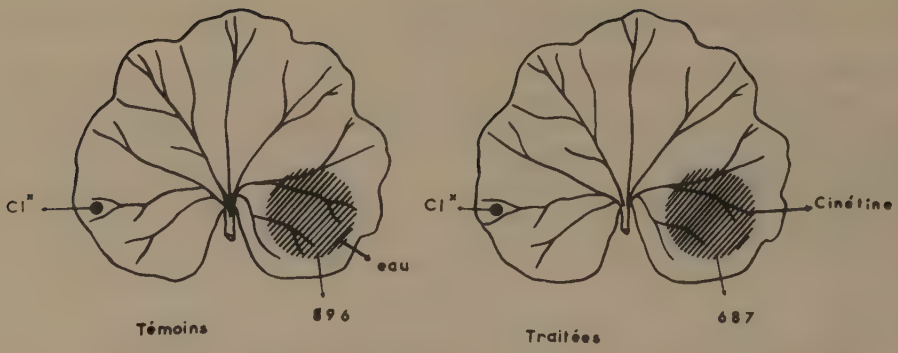


FIG. 6. — *Pelargonium zonale*. Migration du Cl* à l'intérieur d'une feuille après apport de cinétine (à droite) ou d'eau (à gauche). Radioactivités en Imp/mn mesurées au niveau des surfaces d'apport (cercles hachurés).

b) **Migration à distance vers une feuille**

Sur des rameaux de *Tradescantia*, portant 2 feuilles, la feuille supérieure est plongée pendant 5 mn dans une solution de cinétine, après excision des 2 mm terminaux, tandis que la feuille inférieure reçoit la solution de radioélément. Après une migration de 4 j, les activités sont mesurées au niveau de la feuille supérieure (Tableau XXXVII).

TABLEAU XXXVI

Pelargonium zonale. *Transport de Cl* et de P* vers une zone intrafoliaire, après apport de cinétine. Activités en Imp/mn/disque de 450 mm².*

	Apport d'eau	Apport de cinétine	% d'augmentation	Nombre de mesures
Chlore	896 (± 330)	687 (± 239)	0 %	18
Phosphore	215 (± 93)*	557 (± 270)*	159 %	20

* Résultats significatifs pour P = 0,01.

TABLEAU XXXVII

Tradescantia viridis. *Action de la cinétine sur le transport de Cl* et de P* vers une feuille. Activités en Imp/mn/100 mg.*

	Apport d'eau	Apport de cinétine	% d'augmentation	Nombre de mesures
Chlore	346 (± 160)	317 (± 147)	0 %	10
Phosphore	679 (± 290)*	1 170 (±370)*	+ 72 %	10

* Résultats significatifs pour P = 0,01.

TABLEAU XXXVIII

Tradescantia viridis. *Action de la cinétine sur le transport de chlore et de phosphore vers un bourgeon. Activités en Imp/mn/100 mg.*

	Chlore		Phosphore	
	1 jour	4 jours	1 jour	4 jours
Apport d'eau.....	102 (± 39)	386 (± 157)	74 (± 33)	500 (± 158)*
Apport de cinétine ..	101 (± 50)	397 (± 131)	141 (± 82)	938 (± 419)*
% d'augmentation ..	0 %	0 %	+ 90 %	+ 87 %
Nombre de mesures	9	21	9	16

* Résultats significatifs pour P = 0,01.

Les résultats obtenus montrent bien l'action nulle de la cinétine à l'égard du transport du chlore, alors que, conformément aux résultats déjà énoncés (Chapitre IV § A-2 *b*), les déplacements de phosphore, vers une feuille, se trouvent stimulés par le traitement à la cinétine.

c) Migration vers un bourgeon

Sur des rameaux de *Tradescantia*, la feuille donatrice est alimentée en radioélément et les activités sont mesurées, après une durée de 1 à 4 j, au niveau du bourgeon terminal dont la puissance attractive est augmentée par le traitement à la cinétine (Chapitre IV § A-2 *a*).

Ici encore, les résultats obtenus avec le chlore ne mettent pas en évidence une action stimulatrice de la cinétine, telle qu'elle apparaît dans le cas d'une migration de phosphore (Tableau XXXVIII).

En conclusion, on peut dire que les déplacements de chlore ne peuvent être stimulés vers une zone réceptrice, après que celle-ci ait été traitée à la cinétine, dont l'action positive est montrée avec P*.

Les faits précédents montrent que le chlore et le phosphore, bien que tous deux mobiles dans le liber, n'obéissent pas aux mêmes règles générales qui régissent les mouvements à distance, dans la plante. Si les déplacements de Cl ne peuvent être stimulés, ni par la défoliation, ni par l'apport de cinétine, dont les actions positives ont été montrées à l'égard du phosphore et des glucides, on peut en conclure qu'il existe une certaine spécificité des appels moléculaires.

C. — EXTENSION DE LA NOTION DE SPÉCIFICITÉ A L'ÉGARD D'AUTRES MOLÉCULES.

Dans les résultats présentés ci-dessous, avec les éléments Na, I, Rb et Mo, seule l'action de la cinétine sur l'appel du bourgeon est étudiée.

1. Transport de sodium

Le sodium est donné, à la feuille donatrice, sous forme de NaCl en solution à 1 p. 1000. Après une migration de 7 j, la teneur en Na du bourgeon est dosée, par spectrophotométrie de flamme, sur des plantes :

— dont le bourgeon est traité à la cinétine (c),

— non traitées à la cinétine (b),

— témoins non traités à la cinétine, mais dont la feuille donatrice reçoit, en lieu et place de la solution de NaCl, de l'eau distillée (a).

TABLEAU XXXIX

Tradescantia viridis. *Action de la cinétine sur le transport de Na, au bourgeon. Résultats exprimés en mg de Na/100 mg de poids frais.*

	a bourgeon : e. dist. F. donat. : e. dist.	*b* bourgeon : e. dist. F. donat. : NaCl	*c* bourgeon : cinétine F. donat. : NaCl
Teneur	0,0083 (± 0,0004)	0,0098 (± 0,0019)	0,0137 (± 0,0017)
Na transporté	0	0,0015	0,0054
% d'augmentation due à la cinétine.....	—	—	+ 360 %

Moyenne de 3 dosages de 10 plantes chacun.
Entre parenthèses : l'écart-moyen.

TABLEAU XL

Tradescantia viridis. *Action de la cinétine sur le transport de Rb* au bourgeon, après 24 heures.*

	Activité initiale de la F.D.	Activité du bourg. en Imp/mn/100 mg	Activité en % de la F.D.	Pourcentage d'augmentation
Apport d'eau.....	2 576	66	2,56 (± 0,77)*	—
Apport de cinétine ..	2 132	124	5,81 (± 0,97)*	+ 127 %

Moyenne de 15 mesures.
* Résultats significatifs pour P = 0,01.

D'après les résultats (Tableau XXXIX), on voit que la cinétine exerce une action positive à l'égard du transport de Na, dans la plante.

2. Transport de rubidium

Les activités sont mesurées, au niveau du bourgeon traité à la cinétine, 24 h après l'apport foliaire de $^{86}RbCl$ (Tableau XL).

Ici encore, l'action positive de la cinétine sur le transport s'exerce à l'égard du rubidium.

3. Transport d'iode

Le déplacement d'^{131}I, vers le bourgeon, est mesuré 24 h après l'apport d'INa, à la feuille donatrice.

D'après les résultats obtenus (Tableau XLI), on peut conclure que, non seulement il n'y a pas d'action stimulatrice de la cinétine sur le mouvement de I*, mais que les quantités extrêmement faibles qui sont véhiculées font apparaître la non mobilité de l'iode dans le liber, tel que cela a déjà été rapporté (PENOT, 1959 *c*).

TABLEAU XLI

Tradescantia viridis. *Action de la cinétine sur le transport d'I* au bourgeon après 24 heures.*

	Activité initiale de la F.D.	Activité du bourg. en Imp/mn/100mg	Activité en % de la F.D.	Pourcentage d'augmentation
Apport d'eau.....	3 551	16	0,50 (± 0,66)	—
Apport de cinétine ..	3 127	14	0,46 (± 0,65)	0 %

Moyenne de 15 mesures.

TABLEAU XLII

Tradescantia viridis. *Action de la cinétine sur le transport de Mo* et Rb*, au bourgeon, mesuré en pourcentage de l'activité de la feuille donatrice.*

	Molybdène	Rubidium
Apport d'eau	4,2 (± 2,6)	4,5 (± 1,8)
Apport de cinétine	5,2 (± 2,8)	15,9 (± 5,7)
% d'augmentation	+ 22 %*	+ 350 %**
Nombre de mesures	28	15

* Différences non significatives.
** Différences significatives pour P = 0,01.

4. Transport de molybdène

L'action de la cinétine sur le transport de molybdène ^{99}Mo est comparée simultanément avec celle exercée sur le transport de Rb*, après une migration de 3 j (Tableau XLII).

Alors que la cinétine exerce une action positive très nette sur le déplacement de Rb, elle demeure sans effet sur le transport de Mo.

D. — CONCLUSIONS

En conclusion, la notion de spécificité des appels moléculaires se trouve définie :

— par l'existence d'une polarité des transports de certaines molécules,

— par le fait que des actions stimulatrices (défoliation, cinétine) du transport de certaines molécules (glucides, P, Rb, et Na) demeurent sans effet sur le transport des autres (Cl et Mo).

D'autre part, on peut distinguer, d'après leur mobilité relative, 4 catégories de substances :

1) les substances nutritives fondamentales circulant facilement dans le liber et répondant positivement à l'action de la cinétine : c'est le cas des phosphates et des glucides,

2) les substances pénétrant facilement dans le liber, mais passives en cas de renforcement d'appel par la cinétine ; le chlore et le molybdène se comportent ainsi,

3) les substances pour lesquelles le liber représente une barrière infranchissable ; l'exemple le mieux connu est celui du calcium (Ansiaux, 1959 ; Ziegler, 1963 et leurs données bibliographiques) ; l'iode et une substance toxique comme l'uranium (Penot, 1956) suivraient la même règle,

4) enfin des substances qui sont des métabolites secondaires (Na et Rb) et qui circulent facilement dans le liber et réagissent positivement à l'action de la cinétine. Une action compétitive du Rb avec un site de transfert du K semble vraisemblable (Epstein et coll., 1952).

VI. DISCUSSION

A. — APPEL OU POUSSÉE ?

Le transport libérien est-il le résultat d'une action exercée en aval par le récepteur, ou bien le fait d'une poussée venant de l'organe donateur ?

Les gonflements d'annélation sont (ou ont été) considérés comme la conséquence d'un afflux de sève au niveau de la rupture corticale. Cette idée ancienne d'une poussée foliaire est remise en vedette, nous l'avons vu par les expériences de Hartt et coll. (1964*b*). Toutefois, plutôt que d'expliquer le gonflement d'annélation par une accumulation de sève poussée par les feuilles, je préfère envisager une relation inverse : l'afflux de sève conséquence d'un appel émanant de la zone en cicatrisation et en calligenèse. En effet, les expériences relatées au chapitre **III** § II A-3 *b* ont prouvé qu'un cal de blessure exerce un appel à distance en l'absence de toute feuille (donc sans poussée possible).

De même, la stimulation du transport par la défoliation ne semble pas, à première vue, permettre de choisir entre les idées d'appel et de poussée. D'une part, on dira, à l'appui de l'hypothèse « appel », que la défoliation concentre l'appel, émanant du récepteur, sur l'unique feuille restante, donc *renforce l'appel* sur cette feuille. Inversement, à l'appui de la théorie « poussée », on dira que la défoliation, en supprimant la poussée d'un certain nombre de feuilles et en ne laissant, de ce fait, qu'un seul organe pousseur, donne à celui-ci la voie libre dans le liber, donc augmente l'efficacité de sa poussée. Toutefois, cette explication « poussée », qui a la faveur de Hartt et coll. (1964 *b*), semble impliquer l'hypothèse bieni ncertaine que l'engorgement des voies libériennes peut effectivement limiter les transports ; l'explication « appel » vue ci-dessus ne requiert pas cette hypothèse.

Mais ce qui plaide le plus fortement pour l'interprétation « appel » c'est le fait décrit précédemment (Chapitre **III** § II A-3 *b*, Chapitre **IV** § A-2 *e*, cf. Gage et Aronoff, 1960 ; Penot, 1961) qu'une annélation arrête la circulation libérienne, non seulement en aval, mais encore en amont : on a décrit ce fait en disant que « l'ordre d'appel » ne peut plus remonter du récepteur au donateur. Ce fait s'expliquerait mal dans l'idée d'une poussée, aboutissant à une stase alimentaire devant l'obstacle que constitue l'annélation.

Favorable à l'idée d'appel plutôt qu'à l'idée de poussée est également le fait de l'intervention efficace du récepteur, par exemple par la stimulation de l'amylolyse dans le donateur (Penot, 1960 *a*, 1962). Dans le même sens parle l'obtention d'un point compensateur (Chapitre **III** § I-4).

Bien entendu ces arguments favorables à l'idée d'un mécanisme d'appel n'excluent pas l'existence d'un certain mécanisme de poussée en particulier à courte

distance. Parmi les arguments apportés dans ce sens, par HARTT et coll. (1964 *b*), un seul semble avoir de la force : c'est l'apparition d'une stase alimentaire dans la gaine foliaire après suppression d'une partie du donateur comme si ce fait traduisait un déficit de la poussée venant de la feuille.

Cette action d'appel, qu'elle existe seule ou qu'elle s'ajoute à quelque effet de poussée, n'est d'ailleurs conçue ici que comme un effet de vide en aval ; mais toute interprétation est aussi aisée dans l'hypothèse d'un gradient moléculaire (théorie de la diffusion) que dans l'hypothèse d'un gradient osmotique (théorie du courant de masse).

B. — EFFET MOTHES

Les résultats présentés ici généralisent la portée des expériences de MOTHES sur l'action attractive de la cinétine sur les molécules, en particulier dans le cas des métabolites importants (glucides, phosphates) ou secondaires (sodium, rubidium).

L'effet de la cinétine, de même que les traitements de subléthalisation locale apparaissent comme des actions compétitives qui, bien qu'ayant une répercussion sur le transport à distance. n'en représentent pas moins l'image d'actions locales interprétables seulement par un effet sur le transport actif local et non sur le transport libérien.

Ainsi, par le renforcement du transport actif local mettant hors-gradient les molécules nécessaires à la croissance ou à la mise en réserve, serait créé ce « vide en aval » déjà envisagé plus haut et peut-être capable d'expliquer aussi bien le gradient osmotique nécessaire à la théorie de MÜNCH que le gradient de concentration moléculaire requis par la théorie de la diffusion.

C. — DIFFUSION OU COURANT DE MASSE ?

L'étude comparée de la mobilité de plusieurs substances dans le liber montre que toute action stimulatrice du transfert des unes (glucides, P, Na, Rb) demeure sans effet sur le mouvement des autres (Cl et Mo).

Ainsi l'effet MOTHES est non seulement spécifique à l'échelon local, mais fait retentir son action spécifique par delà le liber, ce qui implique que le transport libérien présente un caractère moléculairement spécifique. Si, au contraire, les mouvements libériens reposaient à la base sur un écoulement en masse, l'action d'appel devrait s'exercer à l'égard de toute molécule ; en particulier l'action positive de la cinétine sur le transport des sucres et des phosphates devrait répercuter son effet sur le déplacement du chlore.

De telles actions spécifiques, exercées à distance, en particulier par la cinétine, représentent un argument en faveur de l'hypothèse d'un mouvement de diffusion moléculaire dont l'origine se situe au niveau du transport actif local. Par le transport actif serait créé, à l'extrémité du conduit libérien, un déficit de concentration dont l'effet, se faisant sentir de proche en proche, stimulerait la diffusion des molécules. Si l'on admet que les processus d'entrée et de sortie s'effectuent, grâce à la présence de transporteurs cellulaires, la puissance d'appel d'un organe serait le résultat de l'action d'une substance active (cinétine ?) sur la synthèse de ces transporteurs (MOTHES, 1961) dont la nature protéique est suggérée par la sensibilité au chlor-

amphenicol (KURSANOV, 1962) et dont le fonctionnement dépendrait du métabolisme respiratoire (sensibilité au FNa). L'existence de transporteurs à spécificité plus ou moins limitée expliquerait aussi bien la mobilisation de l'acide α-amino-isobutyrique de MOTHES que celle du rubidium (compétition avec un site K ou Na).

Cette idée d'un mouvement libérien par diffusion moléculaire se trouve confirmée par l'orientation divergente prise, dans certaines conditions, par des molécules variées (glucides, phosphates et rubidium).

A ces arguments se rattachent ceux, plus classiques qui s'opposent à un courant de masse. L'obturation des pores, telle qu'elle apparaît en microscopie électronique (BUVAT, 1960 ; KOLLMANN, 1960), présente, au courant de masse, une résistance élevée. L'existence de courants simultanés (voir chapitre I § B1) s'explique mal sur la base d'un courant de masse. Si le mouvement lié de diverses substances est considéré, par certains auteurs, comme la preuve d'un courant de masse, on peut aussi bien interpréter ce phénomène comme le résultat d'une liaison moléculaire, comme le suggèrent les expériences de SHIMABUKURO et LINK (1964) qui mettent en évidence un taux d'absorption foliaire de l'aminotriazole plus élevé, lorsque la quantité de glucides disponibles est plus grande, après ralentissement du transport.

Il paraît donc difficile de relier ces faits (appel à distance par la cinétine, attraction spécifique, mouvement polarisé) à un autre mécanisme qu'à un mouvement de diffusion moléculaire dont l'origine se situe au niveau du transport actif local.

D. — DIFFUSION LIBRE ET DIFFUSION ORIENTÉE

a) Par « **diffusion libre** » s'entend un mouvement de molécules vers tous les espaces libres, conditionné par le volume de diffusion disponible et applicable à toute molécule dès lors qu'elle pénètre dans le liber. Cette notion de diffusion libre s'impose par le fait que le chlore envahit tout le volume de diffusion (tige et feuille) qui lui est offert.

b) A l'opposé, la « **diffusion orientée** » n'admet pas un transfert vers n'importe quel organe ou partie d'organe, comme le prouve le déplacement du phosphore vers les lieux d'appel, c'est-à-dire de croissance ou de réserves, mais jamais vers les feuilles, comme on l'a, ici, vérifié maintes fois.

Une telle diffusion orientée, conduisant les molécules appelées du point d'apport à des points d'appel, supposés des lieux de transfert actif créant le vide moléculaire pour les substances consommées, est démontrée par les migrations orientées de glucides, de P et de Rb. Un tel transfert polarisé est incompatible avec un mécanisme de poussée à grande distance qui, s'il représentait la base fondamentale du transport libérien, devrait conduire à une invasion généralisée de tous les espaces libres.

« *Diffusion libre* » et « *diffusion orientée* » seraient les deux formes de la diffusion moléculaire « activée », au sens de THAINE (1962), par exemple.

REMERCIEMENTS

C'est avec joie que j'adresse, à mon Maître Monsieur le Professeur H.J. MARESQUELLE, Doyen honoraire, Directeur de l'Institut de Botanique, l'expression de ma très profonde gratitude pour ce travail de recherches qu'il m'a proposé, pour les conseils permanents et les critiques dont il m'a fait profiter depuis le jour où il m'a choisi comme assistant.

A Monsieur le Professeur J.H. Vivien, Doyen honoraire, Directeur de l'Institut de Zoologie et d'Embryologie expérimentale, j'adresse mes très vifs remerciements pour l'accueil bienveillant qu'il a toujours su me réserver dans son laboratoire et pour l'intérêt qu'il a porté à ces recherches.

Je prie Monsieur A. Moyse, Directeur du Laboratoire de Photosynthèse, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris de croire à mes sentiments reconnaissants pour ses conseils et ses critiques constructives, pour la rigueur de la présentation.

Je remercie Monsieur le Professeur H. Duranton pour les précieux conseils et les remarques judicieuses dont il m'a fait bénéficier.

Merci, à tous mes camarades et collègues qui m'ont offert leur amitié et leur aide.

BIBLIOGRAPHIE

Ansiaux J.R., 1959 – La composition minérale des fruits et la voie de transport des ions alimentaires vers ceux-ci. *Ann. Physiol. végét. Univ. L. Bruxelles*, **IV**, 53-58.

Arisz W.H., 1960 – Symplasmatischer Salztransport in *Vallisneria*-Blättern. *Protoplasma*, **52**, 309-343.

Arnon D.L., Stout P.R. et Sipos F., 1940 – Radioactive phosphorus as an indicator of P absorption of tomato fruits at various stages of development. *Amer. J. Bot.*, **27**, 791-798.

Aronoff S., 1955 – Translocation from soybean leaves. *Plant Physiol.*, **30**, 184-185.

Bachofen R. et Wanner H., 1962 – Transport und Verteilung von markierten Substanzen. IV, Direkte Messung der Transportgeschwindigkeit mit Isotopen. *Planta*, **58**, 610-618.

Barrier G.E. et Loomis W.E., 1957. – Absorption and translocation of 2,4-D and P by leaves. *Plant Physiol.*, **32**, 225-231.

Bauer L., 1953 – Zur Frage der Stoffbewegungen in der Pflanze mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung von Fluorochromen. *Planta*, **42**, 367-451.

Beauchesne G., 1961 – Substances de croissance du maïs. *Rev. gén. Bot.*, **68**, 493-580.

Bennett C.W., 1940 – Relation of food translocation to movement of virus of tobacco mosaic. *J. agr. Res.*, **60**, 361-390.

Bianchetti R. et Marré E., 1962. – Sul trasporto dei glucidi nelle piante superiori. I. Aspetti biochimici. *Giorn. bot. ital.* **69**, 299-311.

Biddulph O., 1959 – Translocation of inorganic solutes *in Plant Physiology, A treatise*. Steward F.C. éd., Acad. Press, New York et Londres, II, 553-603.

Biddulph O. et Cory R., 1957. – An analysis of translocation in the phloem of the bean plant using THO, ^{32}P and ^{14}C. *Plant Physiol.*, **32**, 608-619.

Biddulph O. et Cory R., 1960. – Demonstration of two translocation mechanisms in studies of bidirectional movement. *Plant Physiol.*, **36**, 689-695.

Biddulph O. et Markle J., 1944. – Translocation of P in the phloem of the cotton plant. *Amer. J. Bot.*, **31**, 65-70.

Booth A., Moorby J., Davies C.R., Jones M. et Wareing P., 1962. – Effects of IAA on the movement of nutrients within plants. *Nature*, **194**, 204-205.

Brants D.H., 1961. – The influence of meristematic tissue and injuries on the transport of V.M.T. in *Nicotiana tabacum*. *Acta bot. neerl.* **10**, 113-163.

Braun J.H. et Sauter J.J., 1964. – Phosphatase-Lokalisation in Phloembeckenzellen und Siebröhren der *Dioscoreaceae*. *Planta*, **60**, 543-557.

Brian P.W., Petty J.H. et Richmond P.T., 1959. – Effects of gibberellic acid on development of autumn colour and leaf-fall of deciduous woody plants. *Nature*, **183**, 58-59.

Bukovac M.J. et Wittwer S.H., 1957. – Absorption and mobility of foliar applied nutrients. *Plant Physiol.* **32**, 428-435.

Buvat R., 1960. – Observations sur les infrastructures du cytoplasme au cours de la différenciation des cellules criblées de *Cucurbita pepo* L. *C.R. Aacad. Sci.*, **250**, 1528-30.

Buvat R., 1963. – Infrastructure et différenciation des cellules criblées de *Cucurbita pepo*. Evolution du tonoplaste et signification du contenu cellulaire. *C.R. Acad. Sci.*, **256**, 5193-95.

CANNY M.J., 1960. – The break-down of sucrose during translocation. *Ann. Bot. N.S.* **24**, 330-344.

CANNY M.J., 1962. – The mechanism of translocation. *Ann. Bot. N.S.*, **26**, 603-617.

CHAMPIGNY M.L., 1963. – L'activité de la nitrate-réductase des végétaux supérieurs. *Bull. Soc. franç. Physiol. vég.*, **9**, 86-93.

CHEN S.L., 1951. – Simultaneus movement of ^{32}P and ^{14}C in opposite direction in phloem tissue *Amer. J. Bot.*, **38**, 203-210.

COLWELL R.N., 1942. – The use of P* in translocation studies. *Amer. J. Bot.* **29**, 798-807.

CRAFTS A.S., 1951. – Movement of assimilates, viruses, growth regulators and chemical indicators in plants. *Bot. Rev.*, **17**, 203-284.

CRAFTS A.S., 1956. – Translocation of herbicides. *Hilgardia*, **26**, 287-415.

CRAFTS A.S. et CURRIER H.B., 1963. – On sieve tube fonction. *Protoplasma*, **57**, 188-202.

CRANE J.C., 1964. – Growth substances in fruit setting and development. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **15**, 303-326.

CURRIER H.B., ESAU K. et CHEADLE V., 1955. – Plasmolytic studies of phloem. *Amer. J. Bot.*, **42**, 68-81.

CURTIS O.F., 1935. – *Translocation in plants*. Mc Graw-Hill éd., New York et Londres.

CURTIS O.F. et CLARK D.G., 1950. – *An introduction to plant physiology*. Mc Graw-Hill éd. New York, Toronto et Londres.

DULOY M., MERCER F.V. et RATHGEBER N., 1962. – The cytophysiology of the phloem of *Cucurbita pepo*. *Austr. J. biol. Sci.*, **15**, 459-467.

ENGELBRECHT L., 1961. – Beiträge zum Problem der Akkumulation von Aminosäuren in Blattzellen. *Flora*, **150**, 73-86.

ENGELBRECHT L. et CONRAD K., 1961. – Vergleichende Untersuchungen zur Wirkung von Kinetin und Auxin. *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, **74**, 42-46.

ENGELBRECHT L. et MOTHES K., 1960. – Kinetin als Faktor der Hitzeresistenz. *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, **73**, 246-257.

EPSTEIN E. et HAGEN C.E., 1952. – A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. *Plant Physiol.*, **27**, 457-474.

ESAU K., CURRIER H.B. et CHEADLE V.I., 1957. – Physiology of the phloem. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **8**, 349-374.

FRAZIER J.C., SCHAFF J.F., HEIN R.E. et MC FARLAND R.H., 1956. – Translocation and distribution of ^{32}P in wheat. *Bot. Gaz.*, **118**, 122-127.

GAGE R.S. et ARONOFF S., 1960. – Translocation III ; experiments with carbon 14, chloride 36 and hydrogen 3. *Plant Physiol.*, **35**, 53-64.

GUSTAFSON F.G., 1942. – *In* CURTIS et CLARK. *Introduction to Plant Physiology*, Mc Graw-Hill éd. New York et Londres, p. 445.

HARTT C.E., 1962. – Translocation of ^{14}C in detached blades of sugar cane. *Plant Physiol.*, **37**, Suppl. XII.

HARTT C.E. et KORTSCHAK H.P., 1964. *a*. – Translocation in sugar cane. *Plant Physiol.*, **39**, 460-474.

HARTT C.E., KORTSCHAK H. et BURR G., 1964. *b*. – Defoliation and translocation in sugar cane. *Plant Physiol.*, **39**, 15-22.

HATSCH M. et GLASZIOU K., 1964. – Translocation of sucrose. *Plant Physiol.*, **39**, 180-184.

HAY J.R. et THIMANN K.V., 1956. – Translocation of 2,4 Dichlorophenoxyacetic acid in been seedlings. *Plant Physiol.*, **31**, 446-451.

HELLER R., 1956. – Absorption et migration du phosphore dans des fragments de racines de Carotte cultivés *in vitro*. *Rev. gén. Botan.*, **63**, 105-124.

HEPTON C.E. et PRESTON R.D., 1960. – Electron microscopic observations of the structure of sieve-connexions in the phloem of Angiosperms and Gymnosperms. *J. exper. Bot.*, **11**, 381-393.

HONERT J.H. v.d., 1932. – On the mechanism of transport of organic materials in plants. *Proc. Koninkl. Akad. Wetenschap.*, **35**, 1104-1111.

JACOBY B. et SUTCLIFFE J.F., 1962. – Effects of chloramphenicol on the uptake and incorporation of aminoacids by carrot root tissue. *J. exper. Bot.*, **13**, 335-347.

JONES H., MARTIN R. et PORTER H.K., 1959 – Translocation of ^{14}C in tobacco following assimilation of $^{14}CO_2$ by a single leaf. *Ann. Bot. N.S.*, **23**, 493-509.

KENDALL W.A., 1955. – Effect of certain metabolic inhibitors on translocation of ^{32}P in bean plants. *Plant Physiol.*, **30**, 347-350.

KOLLMANN R., 1960. – Untersuchungen über das Protoplasma der Siebröhren von *Passiflora coerulea*. *Planta*. **55**, 67-107.

KOONTZ H. et BIDDULPH O., 1957. – Factors affecting absorption and translocation of foliar applied phosphorus. *Plant. Physiol.*, **32**, 463-470.

KURSANOV A.L., 1961. – Le transport des substances organiques chez les plantes. *Endeavour*, **XX**, N° 77, 19-26.

KURSANOV A.L., 1962. – Le transport des substances et les transporteurs cellulaires. *IV. Simposia Internazionale di Agrochimica*. 130-135.

KURSANOV A.L., 1963. – Metabolism and the transport of organic substances in phloem. *Adv. Bot. Research.*, **1**, 209-278.

KURSANOV A.L. et BROVCHENKO M.I., 1961. – Influence de l'ATP sur la pénétration d'assimilats dans le système conducteur de la betterave. *Fiziol. Rastenii*, **8**, 270-278.

LINCK A.J., 1955. – Studies on the distribution of ^{32}P in *Pisum sativum* in relation to fruit development, d'après SWANSON C.A., *in Plant Physiology A treatise*, STEWARD F.C., éd., Acad. Press, New York et Londres, 510-511.

MASON T.G., MASKELL E.S. et PHILLIS E., 1936. – Concerning the independance of solutes movement in the phloem. *Ann. Bot.*, **50**, 23-58.

MASON T.G. et PHILLIS E., 1936. – Oxygen supply and the activation of diffusion. *Ann. Bot.*, **50**, 455-499.

MASSINI P., 1961. – Translocation of aminotriazole in plants. *Acta bot. neerl.*, **10**, 99-104.

MEHTA A.S. et SPANNER D.C., 1962. – The fine structure of the sieve tubes of the petiole of *Nymphoides peltatum*. *Ann. Bot.*, N.S., **26**, 291, 299.

MICHEL-DURAND E., 1939. – *Le phosphore des végétaux*. I. *Phosphore minéral et glucidique*. Presses univ. France., Paris, p. 38.

MITCHELL J.W. et BROWN J.W., 1946. – Movement of 2,4-D stimulus and its relation to the translocation of organic food material in plants. *Bot. Gaz.*, **107**, 393-407.

MITTLER T.E., 1953. – Amino-acids in phloem sap and their excretion in aphids. *Nature*, **172**, p. 207.

MOOI J.C., 1949. – Toepassing van Fusarex Bij Bewaring van Aardappelen in Kuilen. *Landbouwkundig Tijdschrift*, **61**, 628-637.

MOYSE A., 1950. – *Respiration et Métabolisme azoté (Etude de physiologie foliaire)*. Hermann éd., Paris.

MOTHES K., 1961. – Der Beitrag der Kinetinforschung zum Verständnis pflanzlicher Korrelationen. *Ber. Dtsch. Bot. Gesellsch.*, **74**, 24-41.

MOTHES K., 1964. – Mobilisation of nitrogen compounds and senescence ; effects of rooting and of kinetin. 10e *Cong. Int. Bot.*, Edimbourg.

MOTHES K. et ENGELBRECHT L., 1959. – Kinetin and its role in nitrogen metabolism. Lecture given in Montreal. Reprinted from *Rec. Adv. in Bot.*, 996-1003.

MOTHES K., ENGELBRECHT L. et SCHÜTTE H., 1961. – Über die Akkumulation von α-Amino-iso-Buttersäure im Blattgewebe unter dem Einfluss von Kinetin. *Physiol. Plantarum*, **14**, 72-75.

MÜNCH E., 1930. – *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Gustav Fischer éd., Jena.

NELSON C.D., 1962. – The translocation of organic compounds in plants. *Canad. J. Bot.*, **40**, 757-770.

NELSON C.D. et GORHAM P.R., 1957. – Uptake and translocation of ^{14}C labelled sugars applied to primary leaves of soybean seedlings. *Canad. J. Bot.*, **35**, 339-347.

NITSCH J.P., 1950. – Growth and morphogenesis of strawberry as related to auxin. *Amer. J. Bot.*, **37**, 211-215.

OSBORNE D.J., 1959. – Control of leaf senescence by auxins. *Nature*, **183**, 1459-1460.

OSBORNE D.J., 1962. – Effect of kinetin on protein and nucleic acid metabolism in *Xanthium* leaves during senescence. *Plant. Physiol.*, **37**, 595-602.

Osborne D.J. et Hallaway M., 1960. – The role of auxins in the control of leaf senescence. Some effects of local applications of 2,4-D on carbon and nitrogen metabolism. *Plant. Growth Regulation*, ed. Klein W., Iowa State Univ. Press, 329-340.

Overbeek Van J., 1942. – *In* Curtis O.F. et Clark D.G., *Introduction to Plant Physiology*, Mc. Graw-Hill ed., New York, p. 445.

Overbeek Van J., 1956. – Absorption and translocation of plants regulators. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **7**, 354-372.

Palmquist E.M., 1938. – The simultaneous movement of carbohydrates and fluorescein in opposite direction in the phloem. *Amer. J. Bot.*, **25**, 97-105.

Palmquist E.M., 1939. – The past of fluorescein movement in *Phaseolus vulgaris*. *Amer. J. Bot.*, **26**, 665-667.

Peaud-Lenoël C. et Gournay-Margerie C. de, 1962. – Some effects of CPh on isolated wheat roots. *Phytochemistry*, **1**, 267-275.

Penot M., 1956. – Recherches sur les voies de circulation des sels, dans les plantes, d'après des expériences d'isotopes radioactifs. *Rev. gén. Bot.*, **63**, 545-550.

Penot M., 1959*a*. – Circulations ascendantes ligneuse et libérienne du ^{32}P. *C.R. Acad. Sci.*, **248**, 1847-1849.

Penot M., 1959*b*. – Vitesses de transport du ^{32}P par le bois et par le liber chez *Pelargonium*. *Ibid.*, **249**, 450-452.

Penot M., 1959*c*. – Circulations comparées de l'iode 131 et du phosphore 32. *Bull. Soc. franç. Physiol. vég.*, **5**, 153-154.

Penot M., 1960*a*. – Rétention de l'amidon au niveau des feuilles jeunes. *Ibid.*, **6**, 100-101.

Penot M., 1960*b*. – Circulation de l'aminotriazole après apport foliaire. *C.R. Acad. Sci.*, **250**, 1325-27.

Penot M., 1960*c*. – Déplacements de l'A.T.A. et du P* liés aux mouvements glucidiques. *C.R. Acad. Sci.*, **251**, 2578-80.

Penot M., 1961. — Déplacements libériens du phosphore liés aux appels de croissance. *C. R. Acad. Sci.*, **253**, 2105-2107.

Penot M., 1962. – Actions exercées à distance sur l'activité amylolytique de la feuille. *C.R. Acad. Sci.*, **255**, 159-161.

Penot M., 1963. – Mouvements libériens du phosphore liés à l'apport de cinétine. *C.R. Acad. Sci.*, 256, 488-490.

Penot M., 1964. – Etude comparée des déplacements libériens du chlore 36 et du phosphore 32. *C.R. Acad. Sci.*, **259**, 868-870.

Person C., Samborski D.J. et Forsyth F.R., 1957. – Effect of benzimidazole on detached wheat leaves. *Nature*, **180**, 1294-1295.

Preston R.D., 1963. – Solute translocation in stems of plants. *Progress in Biophysics.*, **13**, 241-260.

Rice E.L., 1948. – Absorption and translocation of ammonium 2,4-D-acetate by bean plants. *Botan. Gaz.*, **109**, 301-314.

Richmond A.E. et Lang A., 1957. – Effect of kinetin on protein content and survival of detached *Xanthium* leaves. *Science*, **125**, 650-651.

Rouschal E., 1941. – Untersuchungen über die Protoplasmatik und Funktion der Siebröhren. *Flora*, **35**, 135-200.

Russel R.S., Sanders F.K. et Bishop O.N., 1949. - Preparation of radioautographs to show the distribution of ^{32}P in plant tissues. *Nature*, **163**, 639-640.

Sacher J.A. et Glasziou K.T., 1962. – Regulation of invertase levels in sugar cane by an auxin-carbohydrate mediated control system. *Biochem. Biophys. Res. Communications*, **8**, 280-282.

Sachs J., 1862. – Uber den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern. *Botan. Zeit.*, **20**, 365.

Shimabukuro R. et Link A., 1964. – Absorption and translocation of amitrole (3 Amino 1, 2, 4, triazole). *Physiol. Plant.*, **17**, 100-106.

Schumacher W., 1939. – Über die Plasmolysierarbeit der Siebröhren. *Jahrb. wiss. Botan.*, **88**, 545-553.

Schumacher W., 1947. – Frage nach den Stoffbewegungen im Pflanzenkörper. *Naturwiss.*, **34**, 176-179.

SCHUMACHER W., 1950. – Zur Bewegung des Fluoreszeins in den Siebröhren. *Planta*, **37**, 626-634.

SKOK J., 1957. – Relationship of Boron nutrition to radiosensitivity of sun flower plants. *Plant Physiol.*, **32**, 648-658.

SOSA BOURDOUIL C. et LECAT P., 1952. – Migration des phosphates marqués absorbés par les feuilles aériennes. *C.R. Acad. Sci.*, **234**, 2221-2223.

SUGIURA M., UMENURA K. et OOTA Y., 1962. – The effect of kinetin on protein level of tobacco leaf disks. *Physiol. Plant.*, **15**, 457-464.

SWANSON C.A., 1957. – *Translocation of organic nutrients in plants*. Atomic Energy and Agriculture. Washington.

SWANSON C.A., 1959. – Translocation of organic solutes. *In Plant Physiology. A treatise*. STEWARD F.C. éd. Acad. Press, New York et Londres, II, 481-551.

SWANSON C.A. et BÖHNING R.H., 1951. – The effect of petiole temperature on the translocation of carbohydrates from bean leaves. *Plant Physiol.*, **26**, 557-564.

SWANSON C.A. et WHITNEY J.B., 1953. – Studies on the translocation of foliar applied ^{32}P and other radioisotopes in bean plants. *Amer. J. Bot.*, **40**, 816-823.

TEUBNER F., WITTWER S., LONG W. et TUKEY H., 1957. – Some factors affecting absorption and transport of foliar applied nutrients as revealed by radioactive isotopes. *Quart. Bull. of Michigan Agr. Expt. Stat.*, **39**, 398-415.

THAINE R., 1962. – A translocation hypothesis based on the structure of Plant cytoplasm. *J. exp. Bot.*, **13**, 152-160.

THAINE R., 1964. – Structure of living phloem. 10e *Cong. Int. Bot.*, Edimbourg.

THAINE R., OVENDEN S.L., TURNER J.S., 1959. – Translocation of labelled assimilates in the soybean. *Austr. J. Biol. Sc.*, **12**, 349-372.

THAINE R. et PRESTON R., 1964. – *The role of transcellular streaming in phloem transport. Formation of wood in Forest trees*. Acad. Press, New York, 259-272.

THIMANN K.V. et LALORAYA M.M., 1960. – Changes in nitrogen in pea stem sections under the action of kinetin. *Physiol. Plant.*, **13**, 165-178.

TURNER E.R., 1960. – Movements of organic nitrogen and carbohydrates in *Pelargonium* plants. *Ann. Bot. N.S.*, **24**, 382-386.

ULLRICH W., 1962. – Zur Wirkung von ATP auf den Fluoresceintransport in den Siebröhren. *Planta*, **57**, 713-717.

VERNON L.P. et ARONOFF S., 1952. – Metabolism of soybean leaves. *Arch. Biochem. Biophys.*, **36**, 383-398.

WANNER H., 1952. – Phosphataseverteilung und Kohlenhydrattransport in der Pflanze. *Planta*, **41**, 190-194.

WANNER H., 1953*a*. – Enzyme der Glycolyse im Pfloemsaft. *Ber. schweiz. bot. Gesellsch.*, **63**, 162-168.

WANNER H., 1953*b*. – *Ibid.*, **63**, 210-211.

WASSINK E.C., 1953. – Starch conversion in leaves of *Helianthus tuberosus* and *H. annuus*. Preliminary observations. *Acta bot. neerl.*, **2**, 327-348.

WEATHERLEY P.E., 1962. – The mechanism of sieve tube translocation : observation, experiment and theory. *Advancement of Science*, 571-577.

WEATHERLEY P.E., PEEL A. et HILL G., 1959. – The physiology of the sieve tube. *J. exp. Bot.*, **10**, 1-16.

WEBB J. et GORHAN P.R., 1964. – Translocation of photosynthetically assimilated ^{14}C. *Plant Physiol.*, **39**, 663-672.

ZIEGLER H., 1960. – Untersuchungen über die Feinstruktur des Phloems. *Planta*, **55**, 1-12.

ZIEGLER H., 1963*a*. – Der Ferntransport organischer Stoffe in den Pflanzen. *Naturwiss.*, **50**, 177-186.

ZIEGLER H., 1963*b*. – Verwendung von ^{45}Ca zur Analyse der Stoffversorgung wachsender Früchte. *Planta*, **60**, 41-45.

ZIEGLER H. et VIEWEG G.H., 1961. – Der experimentelle Nachweis einer Massenströmung im Phloem von *Heracleum mantegazzianum*. *Planta*, **56**, 402-408.

ZIMMERMANN M.H., 1958. – Translocation of organic substances in trees. *Plant Physiol.*, **33**, 213-217.

ZIMMERMANN M.H., 1960. – Transport in the phloem. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **11**, 167-190.

ZIMMERMANN M.H., 1961. – Movement of organic substances in trees. *Science*, **133**, 73-79.

IMPRIMÉ EN FRANCE
IMP. MARCEL BON - VESOUL
DÉPOT LÉGAL : IMP. 997-I-65
DÉPOT LÉGAL : ÉDIT. 1319
6513